



Les termites et l’homme

Professeur Jacques Renoux
Laboratoire ÉBÉNA - Université Paris XII, Val de Marne

Introduction

Depuis que l’homme a découvert l’originalité et la complexité organisée et hiérarchisée de la communauté des termites, il est fasciné par ce “modèle totalitaire”, basé sur la prédominance absolue de la société sur l’individu.

De nombreux philosophes de la nature ont bâti, et bâtissent encore, sur cette organisation collective réalisée par un animal, des utopies à finalité humaine. Cette vision va jusqu’à conférer au gène un rôle de demiurge, reléguant l’individu au rang de simple porteur du génome de l’espèce. Toutefois, si la théorie de la sociobiologie de Wilson élargie à l’homme ouvrit le débat sous les quolibets, elle se vérifie tous les jours dans les sociétés d’insectes.

Comme beaucoup d’autres adaptations la socialité n’est pas monophylétique, et les comparaisons entre sociétés animales et humaines doivent être relativisées et rester sur le plan des convergences évolutives.

En revanche, les relations entre les termites et l’homme s’établissent essentiellement en raison de leur intégration dans un même écosystème, souvent exploité de façon concurrentielle.

LES SOCIÉTÉS DE TERMITES

Les termites sont des insectes très anciens apparus au Dévonien ou au début du Carbonifère, il y a environ 350 millions d’années. Tandis que leurs caractères morphologiques individuels sont restés très primitifs, la société semble être devenue l’unité évolutive. La souplesse de leur métabolisme nutritif et l’édification d’un nid leur ont conféré un opportunisme et une indépendance qui leur ont sans doute permis de subsister jusqu’à nos jours. En effet :

- **la socialisation** a entraîné une différenciation des individus en castes spécialisées, rendant chacune d’elles plus performante ;
- **la construction d’un nid**, à l’intérieur duquel règne une homéostasie climatique, a contribué à leur relative indépendance au regard des modifications du milieu extérieur ;
- par ailleurs, leurs **physiologie digestive** les rend incapables de digérer seuls la nourriture qu’ils absorbent. Pour l’assimiler, ils abritent des bactéries, dans la région postérieure de leur tube digestif, bactéries associées à des protozoaires flagellés chez les termites inférieurs. Ces symbiontes leur permettent de dégrader avec efficacité les différents composants de la matière végétale, cellulose et lignine en particulier.

Les “termites champignonnistes”, sont encore plus performants. Ils cultivent dans leur nid un champignon du genre *Termitomyces* qui prédigère la matière végétale avant son ingestion par le termite. La souplesse de cette symbiose très élaborée — chaîne alimentaire à trois maillons : champignon-bactérie-termite — a dû faciliter l’adaptation alimentaire de cette sous-famille tout au long des changements de flore intervenus au cours des temps et permettre son grand développement actuel.

Les particularités digestives des termites permettent de les répartir en trois types écologiques :

- les **xylophages** se nourrissent de bois sous toutes ses formes, y compris les résidus en décomposition dans la litière. Ce sont les seuls rencontrés en Europe ;
- les **humivores** ingèrent l’humus de leur milieu de vie, sans que l’on connaisse la composition exacte de leur nourriture. Ils sont présents dans toute la zone intertropicale ;
- les **champignonnistes** cultivent un champignon symbiotique. Ils sont répandus uniquement en Afrique et en Asie.

In : Atlas d’élevage du bassin du Lac Tchad = Livestock atlas of the Lake Chad basin.
De Zborowski Isolde. CIRAD-EMVT-Service Infographie-Cartographie (FRA).
Wageningen : CTA, 133-146. ISBN 2-87614-248-1

Introduction

Man has been fascinated by the “totalitarian model” of the absolute dominance of society over the individual ever since he discovered the complex organization and hierarchical structure of termite communities.

Many philosophers of nature have built, and continue to build, utopias with a human finality based on this collective organization designed by an animal. This vision extends up to endow the gene with the role of a demiurge, and to reduce the individual to the rank of a simple genome carrier for the species. Nevertheless, if Wilson’s theory of sociobiology enlarged to mankind started a jeering debate, it confirms daily in insects societies.

As in many other adaptations, sociality is not monophyletic and comparisons between human and animal societies should remain in relative terms and in the field of evolving confluences.

The relationships between man and termites have, on the other hand, established mainly because of their integration and often conflicting use of the same ecosystem.

TERMITE SOCIETIES

First appeared in the Devonian or at the beginning of the Carboniferous some 350 million years ago, termites have an extremely long history. While their individual morphological forms remained very primitive, the society seems to have become the evolutionary unit. The adaptability of their nutritional metabolism and the building of a nest have given them an opportunistic character and an independence probably supporting their survival down to present times. In fact :

- **socialization** led to the differentiation of individuals in specialized casts, making each one more efficient ;
- the **building of a nest** with constant interior climatic conditions has contributed to their relative independence towards changes of the external environment ;
- furthermore, their **digestive physiology** makes them unable to transform by their own the food they absorb. For the purpose of assimilation they host bacterias in the posterior digestive tract, bacterias combined with flagellate protozoa in inferior termites. These symbiontes bring about an efficient degradation of plant components, more especially cellulosis and lignin.

The “fungus farmers” are even more efficient. They cultivate in their nest a fungus from the genus *Termitomyces* which predigests vegetable matter prior to intake by the termite. The flexibility of this very elaborated symbiosis _ a three linked nutritional chain : fungus-bacteria-termite _ probably contributed to the nutritional adaptation of this sub-family to the changes of flora in the course of time and to its large current development.

Due to their distinctive digestive features, termites are classified in three ecological groups :

- **xylophages** which feed on all kinds of wood including residues in litter and which are the only type found in Europe ;
- **humivores** which, although their exact diet remains unknown, eat the humus in their environment and are found throughout the tropics ;
- **fungus farmers** which cultivate a symbiotic fungus and are found only in Africa and Asia.

Polymorphism : differentiated castes with specialized functions

As in most insects the postembryonic development of termites consists of a sequence of larvae stages leading to the adult or imago. But, in addition, socialization induces a morphological and behavioral diffe-



Le polymorphisme :
des castes différenciées, aux fonctions spécialisées

Comme chez la majorité des insectes, le développement post-embryonnaire des termites comporte une succession de stades larvaires conduisant à l’adulte ou imago. Mais, en outre, la socialisation implique la différenciation morphologique et comportementale des individus de la colonie qui constituent des castes variées aux attributions bien définies.

Les larves

Les larves présentent trois ou quatre stades suivant les espèces. Les larves du premier stade semblent toutes identiques et comportent des mâles et des femelles. Il apparaît souvent à partir du stade II un dimorphisme qui s’accroît au stade III. La majorité d’entre elles donne des ouvriers, mais quelques-unes évoluent en soldats blancs puis en soldats. A certaines périodes de l’année certaines larves produisent des nymphes qui évolueront en individus sexués.

Les ouvriers

Les ouvriers sont caractérisés par l’absence d’ailes et une importante réduction du thorax. Les yeux composés et les ocelles manquent ou sont très réduits. Les muscles mandibulaires sont puissants et le tractus digestif, exceptionnellement grand, occupe la majeure partie de la cavité abdominale. L’appareil génital, présent mais peu développé, leur vaut, comme aux soldats, le qualificatif de “neutres”.

En cas de nécessité pour la survie de la colonie, les ouvriers sont capables de muer pour donner des soldats ou des individus sexués.

Les soldats

Les soldats ont développé des caractères morphologiques spécialisés dans la défense : mandibules puissantes, tête en bouclier fortement sclérotisée ou glandes hypertrophiées capables de décharger de grandes quantités de sécrétions défensives. Ils sont en revanche incapables de se nourrir seuls ni de se reproduire.

Ils dérivent normalement des larves ou des ouvriers par l’intermédiaire d’une forme “présoldat” dite soldat blanc.

Les nymphes

Les nymphes sont des stades larvaires sexués qui possèdent des bourgeons alaires externes. Elles se développent en individus sexués fonctionnels à l’issue d’un certain nombre de mues au cours desquelles les organes génitaux et les ailes croissent normalement.

Les individus sexués

Les individus sexués sont de plusieurs types : les individus sexués primaires, roi et reine, forment le couple fondateur ; ils proviennent d’adultes ailés ayant essaimé d’une autre colonie. Ils occupent généralement la loge royale, et la reine devenue physogastre se déplace difficilement. En cas de disparition, ils sont remplacés par de nouveaux individus sexués d’origines diverses, essentiellement des nymphes ou des ouvriers.

LES PRINCIPAUX TERMITES RAVAGEURS
DANS LE BASSIN DU LAC TCHAD

De tous temps, les termites ont été considérés comme des consommateurs de bois mort, leurs principaux dégâts se situant au niveau des bois ouvrés (constructions, ponts ...). Or, depuis une dizaine d’années, ils représentent une nuisance majeure pour les cultivateurs et planteurs des

renclination among individuals of the colony building various castes with well defined functions.

Larvae

There are three or four larval stages, depending on the species. All first stage larvae within a species are identical and consist of males and females. The second stage larva often shows some dimorphism which becomes more pronounced in the third stage. The majority develop as workers but some become white soldiers and eventually soldiers. At certain periods of the year, some larvae develop as nymphs which evolve into sexual forms.

Workers

Workers are characterized by the absence of wings and a significant reduction of the thorax. The compound eyes and ocellus missing or very much reduced. The mandibular muscles are very powerful and the exceptionally well develop digestive tract occupies most of the abdominal cavity. As by soldiers, the genital tract is present but rudimentary and puts them in the class of neuters.

Whenever necessary for the survival of the colony, workers are to able moult and become soldiers or sexual forms.

Soldiers

The soldiers have developed morphological characters specialized in defence : strong mandibles, shield-shaped, strongly sclerotised head or hypertrophied glands able to spread out large quantities of defensive secretions. On the other hand they are incapable to feed by their own or to reproduce.

Soldiers usually develop from larvae or workers via an intermediate form known as white soldiers.

Nymphs

Nymphs are sexual larval stages that show rudimentary external wings. They evolve into functional sex forms following a number of moults during which the sexual organs and the wings develop normally.

Sexual forms

Sexual forms are of several types. Primary sexual forms are the king and queen and these represent the founding couple: they derive from winged adults that have swarmed from another colony. They usually occupy the royal chamber and the queen becomes so enormous that she has difficulty in moving. If they disappear they are replaced by new sexual forms from various sources, usually either from nymphs or from workers.

MAIN PREDATING TERMITES
IN THE LAKE CHAD BASIN

Termites have been considered as eaters of dead wood since time immemorial. They mainly cause damage to construction timber. In the last 12 years or so, however, they have become a major nuisance to farmers and plantation owners in the tropics and especially in Africa. In the dry and semiarid areas subsistence and industrial crops and forest plantations are subject to intense attacks by several termite species and all suffer considerable losses. In the more humid zones losses are mainly confined to the dry season.

The native plant species are usually less susceptible to attacks than imported ones. A long period of a parallel evolution is supposed to have developed defence mechanisms against local termite species (an hypothesis applying also to other predators or parasites). There are, however, some exceptions to this general rule, one of the most obvious



régions intertropicales, notamment en Afrique. Dans les zones tropicales sèches et semi-arides, les cultures vivrières, les cultures industrielles et les plantations forestières subissent des attaques intenses de la part de plusieurs espèces, entraînant des pertes significatives. Dans les zones tropicales humides, ces déprédations se produisent essentiellement pendant la saison sèche.

Les espèces végétales autochtones sont généralement moins attaquées que les espèces importées. On présume qu’à la suite d’une longue coévolution, elles ont développé des mécanismes de défense contre les espèces de termites indigènes (hypothèse avancée également pour d’autres déprédateurs ou parasites). Il existe toutefois des exceptions à cette règle, la plus marquante étant l’attaque des eucalyptus d’Australie dont la valeur du bois est considérablement diminuée en raison des dégâts causés par ces insectes. La sensibilité d’une espèce végétale à une espèce donnée de termites peut également varier à l’intérieur d’une région.

Les déprédations peuvent prendre des formes diverses, dépendant généralement de l’espèce de termites en cause. La plante peut être attaquée à tous les stades : les arbres, en particulier les jeunes et surtout les arbres exotiques nouvellement transplantés, sont généralement les plus réceptifs.

Les plantes stressées, quelle qu’en soit la cause, manque d’humidité (arrosage inadéquat ou sécheresse), excès d’humidité (asphyxie), maladie (infection microbienne) ou dégâts physiques (causes mécaniques ou feu) sont les plus vulnérables. Mais de nombreuses observations actuelles montrent une attaque fréquente des plantes saines, arbres en particulier, entraînant leur mort à brève échéance.

En Afrique, les genres ravageurs appartiennent à deux groupes : les Macrotermitidae, représentés en très grande majorité par la sous-famille des Macrotermitinae dits “termites champignonnistes” et des xylophages appartenant à la famille des Rhinotermitidae.

Les caractères intéressants au regard de la consommation des végétaux ou permettant d’identifier ou de différencier les genres seront privilégiés ici.

Les macrotermitinae

Chez les Macrotermitinae la dégradation du bois est pratiquement complète, leurs fèces liquides ne contenant pratiquement aucun résidu végétal. La capacité d’assimilation de cette sous-famille montre l’extraordinaire puissance d’hydrolyse de leur équipement enzymatique, associant leurs enzymes tissulaires et celles de leurs symbiontes, champignon en particulier. Cette performance digestive participe vraisemblablement à l’ampleur et la diversité de leurs attaques sur la végétation.

Quatre genres se partagent la grande majorité des dégâts : *Ancistrotermes*, *Microtermes*, *Macrotermes* et *Odontotermes*. Chacun d’entre eux a ses modes d’attaque privilégiés et ses plantes préférées.

Ancistrotermes

Le genre *Ancistrotermes* (SILVESTRI, 1912) est endémique dans la région éthiopienne ; il y est représenté par huit espèces. Il colonise les sols des savanes, savanes boisées et forêts-galeries situées entre 13° nord et 23° sud, mais il est pratiquement absent de la grande forêt tropicale humide.

Par son abondance dans certaines régions, le genre *Ancistrotermes* peut jouer un rôle significatif dans le métabolisme des horizons superficiels des sols. Il est susceptible de causer de nombreux dégâts parmi les jeunes plantations d’arbres, indigènes ou exotiques, en particulier les hévéas (Guinée, Côte d’Ivoire), les différentes espèces d’eucalyptus (Côte d’Ivoire, Tchad). Il s’attaque aux plantations de canne à sucre (République centrafricaine, Tchad), de coton (Cameroun, République centrafricaine, Tchad), de gombo et de manioc (République centrafricaine ...). En revanche, s’il est capable de consommer du bois mort, il ne semble pas causer de déprédations sérieuses aux bois ouverts.

Morphologie

La morphologie d’*Ancistrotermes*, comme celle de nombreux autres Macrotermitinae, varie fortement — à l’intérieur d’une même espèce — en fonction des régions. La répartition géographique semble jouer un rôle important. Une taxonomie moderne devrait corrélérer les caractères anatomiques avec des critères éthologiques (construction du nid, élaboration des meules, préférendum alimentaire), chimiques, mais aussi et

being the Australian *Eucalyptus* whose wood value is markedly reduced by termite damage. The susceptibility of a plant to a particular termite species can also vary within a region.

Damages can take different forms generally depending of the concerned termite species. Plants may be attacked at all stages : trees are usually the most receptive, particularly young or newly transplanted exotic ones.

The most vulnerable are plants under stress, whatever the causes : lack of humidity (inadequate irrigation or drought), excess of humidity (asphyxia), disease, (microbial infection) or physical damages (mechanical causes or fire). But many current observations show frequent attacks on healthy plants, mainly trees, leading quickly to death.

In Africa the predating genera belong to two groups : the Macrotermitidae mainly represented by the sub-family Macrotermitinae or “fungus farmers”, and wood eating termites which belong to the family of the Rhinotermitidae.

Interesting characters relevant to the consumption of plants or contributing to identify or to differentiate genera will be privileged here.

Macrotermitinae

In Macrotermitinae the degradation of wood is almost complete, their liquid faeces containing virtually no vegetal remnants. The assimilation capacity of this sub-family shows the extraordinary hydrolysing power of their enzymatic setup combining their own enzymes with them of their symbiontes, especially the fungi. This digestive performance surely contributes to the extend and diversity of their attacks on vegetation.

Four genera share the major part of the damages : *Ancistrotermes*, *Microtermes*, *Macrotermes* and *Odontotermes*. Each of them has its particular mode of predation and preferred plants.

Ancistrotermes

The genus *Ancistrotermes* (SILVESTRI 1912) is endemic to the Ethiopian region where it comprises eight species. These colonise savanna, wooded savanna and gallery forest soils between 13° N and 23° S but they are almost absent from the main tropical rainforest area.

Abundant in certain areas the genus *Ancistrotermes* can play a significant role in the metabolism of the superficial soil layers. It can heavily damage young indigenous or exotic tree plantations, more specifically rubber trees (Guinea, Ivory Coast), the various *Eucalyptus* species (Ivory Coats, Chad). Attacks are noticed on sugar cane plantations (Central African Republic, Chad), on cotton (Cameroon, Central African Republic, Chad), okra and cassava (Central African Republic,...). On the other hand timber is not seriously affected, even if this genus is capable to feed on dead wood.

Morphology

As for many other Macrotermitinae, the morphology of *Ancistrotermes* changes considerably _ within the same species _ according to areas. The geographical distribution seems to play a significant role. An up to date taxonomy should correlate anatomical features with ethological criterias (nest construction, stack building, feeding preferences), with chemical criterias and, first of all, with enzymatic polymorphism. Such a multifactorial approach would give a higher certainty in determination and probably reveal the existence of geographical sub-species thus explaining the devastating — regional — character of a particular species, considered up to now as a single one (figure 1).

All *Ancistrotermes* species have to type of soldiers which allows to definitely differentiate them from *Microtermes* presenting similar morphological features.

Nest

The hypogetic nest of the different *Ancistrotermes* species is of a diffuse type with continuous growth. The mould chambers are ovoid in shape and measure 3-5cm on the long axis. The hemispheric roof is surbased, the floor flat and the walls perfectly smooth. They are connected over a

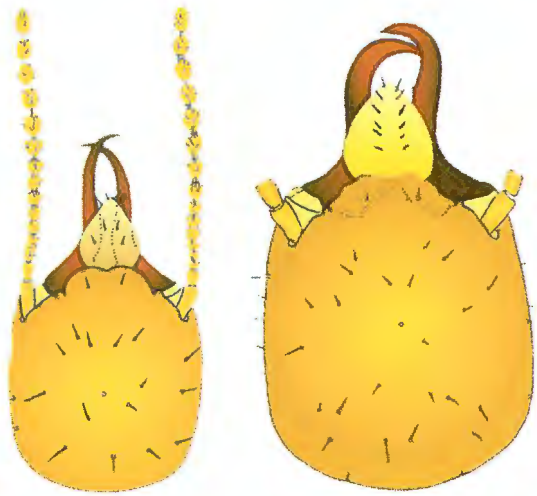


Figure 1 : *Ancistrotermes cavithorax* : têtes de petit et grand soldat (croquis, J. RENOUX).
Figure 1 : *Ancistrotermes cavithorax* : heads of small and big soldier (drawing, J. RENOUX).

surtout avec le polymorphisme enzymatique. Cette méthode plurifactorielle apporterait une plus grande certitude dans la détermination, faisant probablement apparaître l'existence de sous-espèces géographiques pouvant expliquer le caractère ravageur — régional — d'une espèce donnée, considérée jusqu'à présent comme unitaire (figure 1).

Toutes les espèces d'*Ancistrotermes* possèdent deux catégories de soldats, ce qui permet de les différencier à coup sûr de *Microtermes* dont les caractères morphologiques sont très voisins.

Nid

Le nid hypogé des différentes espèces d'*Ancistrotermes* est du type diffus à croissance continue. Les chambres à meules, ovoïdes, mesurent 3 à 5 centimètres sur leur grand axe. Le plafond hémisphérique est surbaissé et le plancher plat, les parois sont parfaitement lissées. Elles sont reliées par un dense réseau de galeries. Chambres et galeries subissent des modifications constantes.

Ces nids se trouvent fréquemment dans la muraille des constructions des grands *Macrotermitinae*. Les habitats sont vraisemblablement séparés mais certaines espèces constituant ces communautés pourraient cohabiter — tout en s'ignorant —, circulant dans des galeries communes.

• Loge royale

Dans les nids adultes, le couple fondateur occupe une loge royale ellipsoïdale d'environ 25 x 50 millimètres pour une hauteur de 12 millimètres. La reine, devenue physogastre, mesure 3 à 4 centimètres de long mais le roi a conservé une taille normale. Le plancher est généralement plat, à la différence des chambres à meules. Les parois lisses sont revêtues d'un mortier stercoral de quelques millimètres d'épaisseur. Les alentours, particulièrement la région inférieure du nid, sont creusés de nombreuses petites chambres annexes qui communiquent entre elles par de nombreuses galeries tortueuses et ramifiées. Certaines d'entre elles débouchent dans la loge royale. Ces constructions communiquent également avec les chambres à meules (photo n°1).



Photo 1 : loge royale d'*Ancistrotermes guineensis*. on remarque les orifices de communication avec le reste du nid; En haut à gauche on remarque chambre avec meule à champignon (cliché, J. RENOUX).
Photo 1 : A royal lodge of *Ancistrotermes guineensis*. Notice the exits to communicate with the rest of the nest. On the upper left side, a chamber with a fungus mould (Photo, J. RENOUX).

dense network of galleries. Chambers and galleries undergo permanent modifications.

Those nests are often located in the walls of the constructions from large *Macrotermitinae*. The habitats are probably distinct, but certain species constitutive of these communities could live together — while ignoring each other — and move through common galleries.

• Royal chamber

In mature nests the couple of founders occupies an ellipsoidal chamber of around 25 x 50 mm with a height of 12 mm. The queen became physogastric and measures 3 to 4 cm while the king has kept a normal size. At the difference to normal mould chambers, the floor is usually flat. The smooth walls are plastered with a stercoral mortar, a few millimeters thick. The surroundings, and particularly the lower area of the nest, are pitted with many small chambers interconnected through tortuous and branched galleries. Some of them open directly in the royal lodge. These constructions are also connected to the mould chambers (Photo n° 1).

• Mould chambers

They are ovoid in shape, 30-40 mm wide, 40-60 mm long and 20-40 mm high. They are interconnected by a system of galleries with a sub-circular section. The walls of these chambers are also plastered but more roughly than in the royal lodge.

• Moulds

Morphology. The fungi moulds of termites are built through the juxtaposition of small pellets of vegetable matter known as **mylospheres**, regurgitated or defecated after a quick intestinal transit without full digestion. They are rapidly covered by the mycelium of *Termitomyces*, a symbiotic fungus of termites. The morphology of these moulds varies with the genera or even the termite species.

The moulds made by *Ancistrotermes* are subspherical and measure, depending on the species, 2 to 4 cm in diameter. They show an oolitic structure, each pellet or "mylosphere" having a diameter of around 0,5 mm. Of a light beige colour, these moulds darken with the age. They are covered with a whitish mycelium velvet infiltrating inside. Numerous deep and regular small valleys crease the surface to create a brain like aspect which helps to differentiate them from the globular and smaller ones of *Microtermes*. In some older moulds this granular aspect disappears and the matrix becomes more compact; reddish faeces of soldiers can spot the surface. Blackish areas of several millimeters appear in places and different authors rely them to a different mycelium. It can't be excluded that these zones correspond to the presence of vegetable matter collected after a bush fire as they frequently occur in Africa (Photo n°2).



Photo 2 : Meule à champignon d'*Ancistrotermes guineensis* (plus grand diamètre 4 cm) (cliché, J. RENOUX).
Photo 2 : Fungus mould of *Ancistrotermes guineensis* (biggest diameter 4cm) (Photo, J. RENOUX).

Construction. In a previously constructed chamber, workers set down mylospheres building a discontinuous crown. Each stack growing through the supply of new mylospheres, the different heaps join in a continuous crown whose walls rise to form a hollow cupola. The progressive thickening of the walls fills up the internal cavity while small valleys are dug on the surface. Mature moulds generally stand on conic pillars on the ground of the chamber .

Evolution. These stacks undergo a regular reshaping. Fresh plant material is supplied from the top while workers and elder larvae feed from



• Chambres à meules

Les chambres à meules sont constituées par des loges ovoïdes de 30 à 40 millimètresde largeur, 40 à 60 millimètres de longueur sur 20 à 40 millimètres de hauteur. Elles sont reliées par un système de galeries de section subcirculaire. Les parois de ces chambres sont également cimentées, mais plus grossièrement que celles de la loge royale.

• Meules

Morphologie. Les meules à champignon des termites sont construites par la juxtaposition de petites boulettes de matière végétale, les **mylosphères**, régurgitées ou déféquées après un transit intestinal rapide en n’ayant subi qu’une digestion incomplète. Elles se couvrent rapidement du mycélium de *Termitomyces*, champignon symbiote des termites. La morphologie de ces meules varie avec les genres, voire les espèces de termites.

Les meules d’*Ancistrotermes* sont subsphériques et mesurent, suivant les espèces, entre 2 et 4 centimètres de diamètre. Elles présentent une structure oolithique, chaque boulette ou “mylosphère” mesurant environ 0,5 millimètres de diamètre. De couleur beige clair, ces meules s’assombrissent en vieillissant. Elles sont recouvertes de velours mycélien blanchâtre qui s’infiltré à l’intérieur. De nombreuses vallécules, profondes et régulières, sillonnent la surface, leur conférant un aspect cérébriforme qui permet de les différencier de celles de *Microtermes*, globuleuses et plus petites. Dans certaines meules âgées, cet aspect grenu s’estompe, et la matrice devient plus compacte ; des chiures rougeâtres déposées par les ouvriers peuvent maculer la surface. Par endroits, apparaissent des zones noirâtres mesurant plusieurs millimètres. Plusieurs auteurs attribuent cette couleur à la présence d’un mycélium différent. Il n’est pas exclu que ces zones correspondent à la présence de matière végétale récoltée après un feu de savane comme il en existe souvent en Afrique (photo n°2).

Construction. Dans une chambre construite au préalable, les ouvriers déposent des mylosphères figurant une couronne discontinue. Chaque amas grossissant par l’apport de nouvelles mylosphères, les différents tas se rejoignent pour former une couronne continue dont les parois s’élèvent en façonnant une coupole creuse. L’épaississement progressif des parois entraîne le comblement de la cavité centrale, tandis que des petites vallées sont creusées à la surface. Les meules adultes reposent généralement sur le plancher de la chambre par l’intermédiaire de petits piliers coniques.

Évolution. Ces meules subissent des remaniements réguliers. L’apport de matière végétale fraîche se fait généralement par le dessus, et la consommation, par les ouvriers et les larves âgées, par la face inférieure. La matière végétale subit une maturation continue due au mycélium qui infiltre la meule, provoquant un démantèlement de la structure des molécules ligneuses et une fracture des chaînes cellulosiques. Ce renouvellement cōmplet dure environ deux mois.

La meule est une structure dynamique en constante évolution du haut vers le bas, c’est à dire des parties les plus récentes aux plus anciennes. Mais toutes les meules d’une termitière ne sont pas approvisionnées au même rythme, et ne présentent pas le même aspect ; il existe des jeunes meules, des meules adultes et des vieilles meules. Leur vitesse de renouvellement est également variable avec la composition de la colonie (présence d’individus sexués), des saisons et en fonction de l’activité de récolte. La durée de vie moyenne d’une meule se situe entre deux (*Ancistrotermes* et *Microtermes*) et dix mois (*Macrotermes*).

Essaimage et fondation de nouvelles colonies

L’essaimage a été décrit pour *Ancistrotermes cavithorax*. Il s’effectue le soir ou à la tombée de la nuit au début de la saison des pluies. Les individus ailés sortent de terre à proximité du nid par des orifices sans construction particulière. Ils sont peu attirés par la lumière, et l’appariement a lieu au sol. Le désailement se fait au moment de la pariade, sans mouvements forcés. Les tandems aptères recherchent des anfractuosités dans le sol pour y installer le “copularium”. Les premiers ouvriers en sortiront deux mois plus tard pour effectuer les premières récoltes et construire la première meule de la termitière.

Microtermes

Le genre *Microtermes* (WASMANN, 1902) comporte 34 espèces africaines ; il est largement réparti sur le continent. Sa systématique encore confuse est en cours de révision. Ce termite, qui a une forte prédilection pour le système racinaire des jeunes plantules vivantes, est connu depuis long-

the bottom. Vegetable matter matures continuously due to the mycelium infiltrating the mould, dismantles the structure of ligneous molecules and breaks down the cellulosic chain. Such a complete cycle takes about two month.

The mould is a dynamic structure in constant evolution from the top to the bottom, i.e. from the newest to the oldest parts. But the moulds of a termitary are not all provisioned at the same rythm and they don’t offer the same aspect; there are young, mature and old moulds. The speed of their renewal is also dependent on the composition of the colony (presence of sexual forms), the season and the harvesting activity. The average lifetime of moulds varies from two months (*Ancistrotermes* and *Microtermes*) to ten months (*Macrotermes*).

Swarming and foundation of new colonies

Swarming has been described for *Ancistrotermes cavithorax*. It occurs at the beginning of the rain season, in the evening or at night fall. Winged individuals come out of the ground nearby the nest through openings without peculiarities. They are not heavily attracted by the light and pairing occurs on the ground. They loose their wings at the time of pairing without forced movements. Alate couples search for crevices in the ground to install their “copularium”. The first workers will come out two months later to make the first harvests and built the first mould of the termitary.

Microtermes

The genus *Microtermes* (WASMANN,1902) comprises of 34 african species and is widely spread over the continent. Its still confused systematic is currently revised. This termite, with a strong predilection for the root system of young alive plants, has for long been known for causing heavy damages to tree nurseries at the time of plantation.

Morphology

The morphology of the various castes of *Microtermes* is very similar to that of *Ancistrotermes* with the exception that *Microtermes* has only one class of soldier.

Nest

The nest of *Microtermes* is very similar to the one of *Ancistrotermes*, underground and diffuse with no defined spatial organization. It is made of numerous hemisperical chambers about 20-25 mm in diameter, each one containing one fungus mould. The wall is covered with a smooth clayey plaster of stercoral origin, about 1 mm thick. Chambers are connected through a great number of galleries. The horizontal spreading can reach 2 m in diameter, 80 per cent of these chambers laying at a depth of 10 to 50 cm, depending on rainfall. The density of chambers increases towards the royal lodge which is similar to an ordinary mould chamber slightly bigger than the others. Nests are extremily mobile and their location changes according to the available feed supply. In cultivated regions and during the rain season they are distributed between the cropped area and the surrounding savanna. During the dry season, when only the cropped area is irrigated, the nests more numerous in the humid underground of the crop indicate the migration of termites.

• Moulds

As for other Macrotermitinae the moulds built by the workers of *Microtermes* are made of plant fragments regurgitated as mylospheres. They show the shape of a subspheric globule 15-20 mm in diameter with the upper part often being incised by a deep helicoidal slit in mature moulds. Its oolitic structure is characteristic, made of mylospheres 0,5 mm in diameter closely joined but not amalgamated and remaining loose. Its upper part, the younger one, light beige to white in colour, shows perfectly individualised mylospheres, while the older lower part takes a greyish colour and a disappearing grainy structure. A mycelium velvet covers the entire mould. Reddish liquid faeces often stain the surface (Photo n°.3).

The material of the moulds are renewed over a period of about two months, the workers eating the vegetal fragments already decomposed by *Termitomyces* from the bottom side.

Odontotermes

The genus *Odontotermes* is very homogenous in spite of its 82 African



temps pour causer de nombreux dégâts dans les pépinières au moment de la plantation.

Morphologie

La morphologie des différentes castes de *Microtermes* est très voisine de celle d'*Ancistrotermes*. Mais, le genre *Microtermes* ne possède, lui, qu'une seule catégorie de soldats.

Nid

Le nid de *Microtermes* ressemble fortement à celui d'*Ancistrotermes* ; souterrain et diffus, il ne présente pas d'organisation spatiale définie. Il se compose de nombreuses chambres hémisphériques, d'environ 20 à 25 millimètres de diamètre, contenant chacune une meule à champignon. La paroi des chambres est recouverte d'un enduit argileux lisse, d'origine stercorale, d'environ 1 millimètre d'épaisseur. Elles sont reliées entre elles par de nombreuses galeries. La zone de répartition horizontale peut atteindre 2 mètres de diamètre, 80 p. 100 de ces chambres se situant à une profondeur de 10 à 50 centimètres, variable selon les précipitations. La densité des chambres croît en direction de la loge royale, qui se présente comme une simple chambre à meules légèrement plus grande que les autres. Ces nids sont extrêmement mobiles et leur emplacement varie avec la source de nourriture disponible. Dans une région cultivée, pendant la saison des pluies, ils sont répartis entre la zone de culture et les savanes environnantes. A la saison sèche, quand seule la zone cultivée est irriguée, les nids, plus nombreux dans le sous-sol humide de la culture que dans la savane trop sèche, témoignent de la migration des termites.

• Meules

Comme chez les autres Macrotermitinae, les meules construites par les ouvriers de *Microtermes* sont constituées de fragments végétaux régurgités sous forme de mylosphères. Elles présentent une forme globuleuse subsphérique de 15 à 20 millimètres de diamètre, dont la partie supérieure est souvent incisée, chez la meule adulte, par une fente hélicoïdale profonde. Sa structure oolithique, formée de mylosphères de 0,5 millimètres de diamètre, accolées mais non fusionnées et adhérant peu les unes aux autres est caractéristique. La partie supérieure, la plus jeune, de couleur beige clair à blanc montre des mylosphères parfaitement individualisées, tandis que la partie inférieure plus ancienne prend une couleur grisâtre et voit sa structure grenue s'estomper. Un velours mycélien recouvre l'ensemble de la meule. Des défécations liquides rougeâtres maculent souvent la surface (photo 3).

Le renouvellement des matériaux de la meule se fait du haut vers le bas sur une durée de deux mois, la consommation par les ouvriers des fragments végétaux déjà décomposés par l'action du *Termitomyces* se faisant par la face inférieure.

Odontotermes

Le genre *Odontotermes* présente une grande homogénéité malgré ses 82 espèces africaines dont certaines sont ravageuses et s'attaquent à de nombreuses cultures. Elles sont particulièrement friandes des excréments d'herbivores. Les deux formes de soldats présentent une dent vers le milieu de la mandibule gauche.

Nid

Plusieurs types de nids sont construits par les différentes espèces du genre. On en distingue deux grandes catégories : les nids à chambres à meules de mêmes dimensions et les nids possédant une grande chambre à meule et des chambres secondaires.

Le nid possédant des chambres à meules de mêmes dimensions est caractérisé par le regroupement des chambres et l'absence d'un habitat distinct. Une exoécie, formée de cavités de grande taille, traverse la termitière (endoécie et périécie) et s'ouvre à l'extérieur, ne communiquant qu'épisodiquement avec la termitière. Chacune de ces chambres, aux cloisons maçonnées, abrite une petite meule qui n'occupe qu'une faible partie du volume de la cavité. Constituées de lamelles horizontales, ces meules forment un dôme fortement surbaissé de 10 à 15 centimètres de diamètre. La cellule royale, dont les parois sont tapissées d'un enduit relativement épais, occupe une place variable dans le nid ; située au sein d'un complexe terreux regroupant quelques petites chambres aplaties, elle n'est pas isolée du nid. Extérieurement, ce nid peut se signaler par quelques petites cheminées de 5 à 10 centimètres de diamètre débouchant au sommet d'un cône. Dans une termitière adulte, ces cônes peuvent se rejoindre, pour former un dôme argileux percé



Photo 3 : Meule à champignon de *Microtermes subhyalinus* (diamètre 4 cm) (cliché, J. RENOUX).
Photo 3 : Fungus mould of *Microtermes subhyalinus* (diameter 4cm) (Photo, J. RENOUX).

species. Many of these are major pests and attack several crops. They are particularly partial to the droppings of herbivores. Both soldier forms have a single tooth towards the middle of the left mandible.

Nest

Several types of nests are built by the different species of the genus. Two major groups can be identified — those having chambers with moulds of the same dimensions and those having one large chamber and other secondary ones.

The nest with chambers of equal size is characterized by the grouping of the chambers and the absence of a distinct habitacle. An exoecy built of large sized cavities crosses the termitary (endoecy and periecy) and opens to the outside, with only occasional communication with the termitary. Each of these chambers with masonry partitions shelters a small mould occupying only part of the cavity volume. Made of horizontal slats, these moulds build a strongly surbased dome of 10 to 15 cm in diameter. The royal chamber with walls covered by a relatively thick plaster takes a changeable location in the nest; set inside an earthy complex of several flattened, small chambers, it is not isolated from the nest. Outside several small chimneys of 5 to 10 cm diameter ending at the top of the cone, may identify the nest. In a mature termitary these cones may join to form a clayey domme pierced by holes. Underground these chimneys converge to create a single cavity. The architecture seems to change with time and certain nests always remain underground (Photo n°. 4).

This system with large merging chambers can become a heavy nuisance. Such a cavitary system (Photo n° 4) has been observed in the banks of an irrigation canal without any external sign leading to suspect its presence. In the long term such cavities may generate leaking in the banks.

Nests of the second group with one chamber and one often enormous mould together with secondary chambers may be as large as those of *Macrotermes bellicosus* but these are not found in the Lake Chad area.

Macrotermes

The main species of *Macrotermes* HOLMGREN 1909 in the lake Chad Basin are *M. bellicosus* (SMETHMAN 1781) and especially *M. subhyalinus* (RAMBUR 1842). The second is more adapted to a drier climate than the first. Some 12 species occupy different habitats from the evergreen forests to the dry savannas (Figure 2).

It appears, however, that *Macrotermes subhyalinus* of Northern Cameroon has very little in common with *Macrotermes subhyalinus* from the Eastern Central African Republic. The unicity of this species remains very uncertain from various point of views: morphology, behaviour, nutrition, building habits.

These parameters need to undergo a multifactorial analysis, more specifically between :

- the general morphology of nests: probably regulated by the genotypic pressure influenced by the environmental conditions, it needs a more detailed study ;
- the pedological preferences (mineralogy, hydrology) ;
- a thorough knowledge of feeding habits.



d'orifices. Sous terre, ces cheminées confluent pour constituer une unique cavité. L'architecture semble variable avec le temps et certains nids restent toujours hypogés (photo n° 4).

Ce système de grandes chambres confluentes peut se révéler fort nuisible. Nous avons pu observer un tel système cavitaire (photo n° 4) creusé dans des digues d'irrigation sans qu'aucune trace extérieure n'en laisse soupçonner l'existence. A terme, ces cavités engendreront une porosité de la digue.

Les nids du second type, possédant une grande chambre avec une meule unique souvent énorme et des chambres secondaires, peuvent être aussi volumineux que ceux de *Macrotermes bellicosus*, mais nous n'en connaissons pas dans la région qui nous intéresse.

Macrotermes

Dans le Bassin du Lac Tchad, le genre *Macrotermes* (HOLMGREN, 1909) est essentiellement représenté par *Macrotermes bellicosus* (SMETHMAN, 1781) et surtout *Macrotermes subhyalinus* (RAMBUR, 1842), ce dernier tolérant un climat plus sec que *M. bellicosus*. Une douzaine d'espèces peuplent les différents milieux allant de la grande forêt sempervirente aux savanes sèches (figure 2).

Cependant, il semble n'y avoir rien de commun entre le *M. subhyalinus* du Nord-Cameroun et le *M. subhyalinus* de l'est de la République centrafricaine. L'unicité de cette espèce paraît très incertaine, à tous points de vue : morphologique, comportemental, nutritionnel et constructeur.

Une analyse multifactorielle entre ces différents paramètres s'impose, en particulier entre :

- la morphologie générale des nids : sans doute régie par une pression génotypique modulée par les conditions environnementales, elle devrait être étudiée de façon plus approfondie ;
- les préférences pédologiques (minéralogie, hydrologie) ;
- la connaissance fine des habitudes alimentaires.

Une telle étude permettrait d'expliquer au mieux la répartition géographique de ces deux espèces et les variations comportementales de *M. subhyalinus*. Des éléments nouveaux conduiraient sans doute à une détermination précise de ce qui semble être un groupe d'espèces affines plutôt qu'une seule espèce. La diversité dans la forme des nids et les comportements ravageurs rencontrés dans certaines régions seraient alors justifiés.

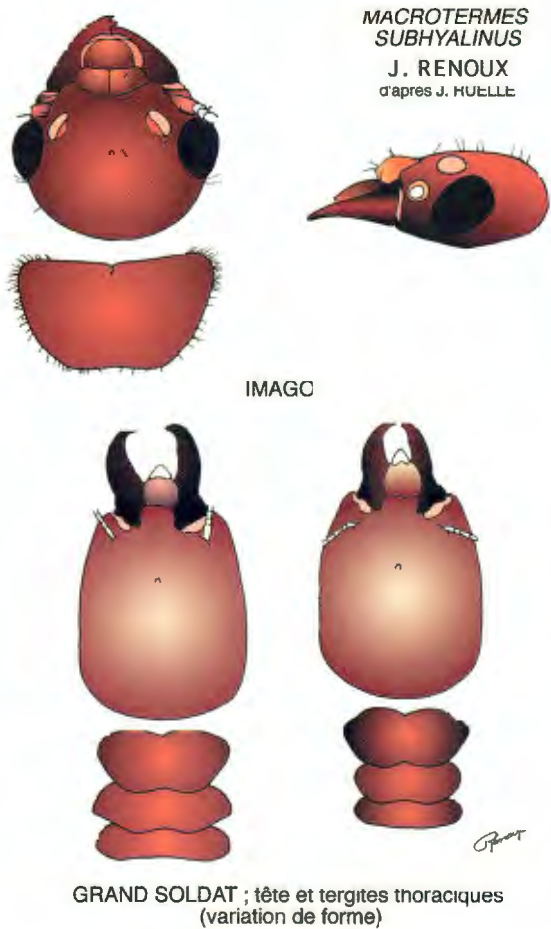


Figure 2 : *Macrotermes subhyalinus* : têtes de sexué et des deux types de grand soldat; (graphique, J. RENOUX).
Figure 2 : *Macrotermes subhyalinus* : heads of sexual forms and of the two types of major soldiers (drawing: J. RENOUX).



Photo 4 : Meule à champignon d'*Odontotermes* sp. (plus grand diamètre 12 cm) (cliché, J. RENOUX).
Photo 4 : Fungus mould of *Odontotermes* spp. (biggest diameter 12cm) (Photo, J. RENOUX).

Such a study would better explain the geographic spreading of these two species and the behavioural variations of *Macrotermes subhyalinus*. New elements would certainly lead to a more precise determination of what seems to be a group of related species rather than a single one. The diversity in the shape of the nests and the devastating behaviours observed in particular regions would then be justified.

Macrotermes bellicosus

The termitaries built by *Macrotermes bellicosus* (SMETHMAN, 1781) — called cathedral -termitaries — dot the african savana from Chad to The Cape and to Kenya. These huge clay edifices with smaller and slender towers fitted on their summits may reach up to 5 m in height and host the royal couple and their numerous offsprings (Photo n°5) (Figure 3).

The imposing structure results from the tiny initial **copularium** built by the parents. The first workers developped from the larvae built an underground nest isolated from the surrounding soil. This structure, underground at the origin, arises from the ground after a period of time depending on the depth of the initial cell and able to reach several years.

A strong clay **wall** criss-crossed by entangled galleries, corridors and chemineys closes up the construction. Its thickness may exceed 50 cm.

At the center a huge cavity hosts the actual nest called **habitable** or **endoecy**. Delimited by a thin lath of clay, the **idiotech**, this habitacle stands on conic pillars crossing a **cellar**, which provides isolation from the horizontal lower base. Here and there, small clay arches crossing an empty space known as **paraecy**, link the nest to the wall.

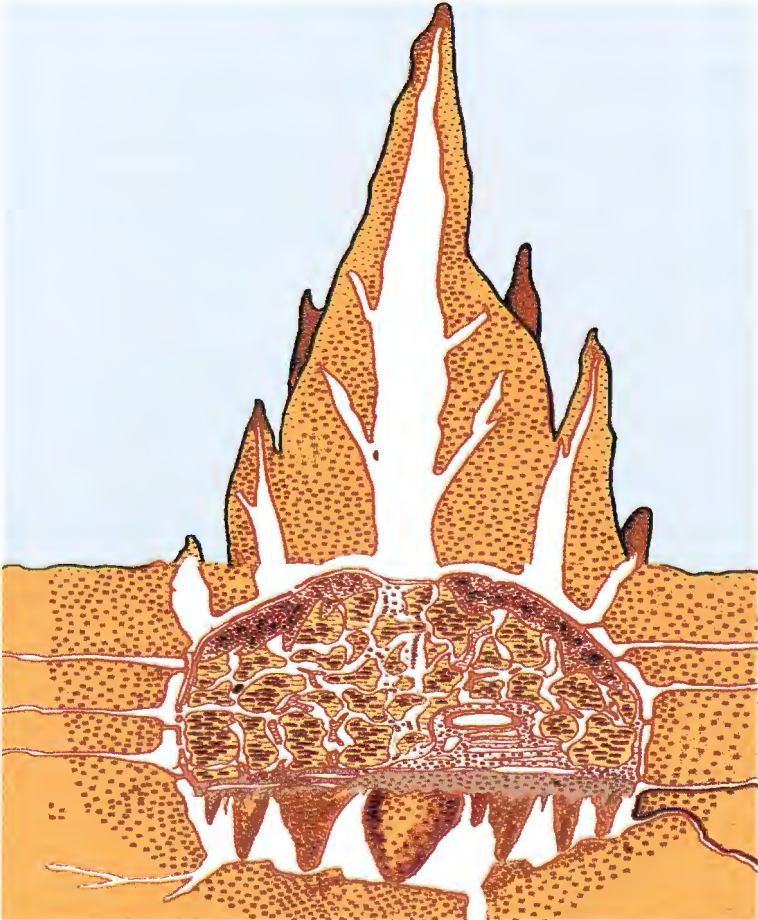


Photo 5 : Termitière (ouverte de *Macrotermes bellicosus* (hauteur 3 m) (cliché, J. RENOUX).
Photo 5 : Termitary of *Macrotermes bellicosus* (3 m high) (Photo, J. RENOUX).



Macrotermes bellicosus

Du Tchad au Cap et du Sénégal au Kenya, les termitières —dites termitières cathédrales— construites par *Macrotermes bellicosus* (SMETHMAN, 1781) ponctuent de leurs cônes bruns les savanes africaines. Ces constructions argileuses massives, pouvant atteindre cinq mètres de haut, au sommet souvent hérissé de clochetons élancés abritent le **couple royal** et sa nombreuse progéniture (photo n°5) (figure 3).

L'édifice imposant est issu du minuscule **copularium** initial construit par les parents. Les premiers ouvriers issus des larves ont édifié un nid souterrain, isolé du sol avoisinant. Cette structure, souterraine à l'origine, émerge de terre au bout d'un temps variant selon la profondeur de la cellule primitive et pouvant atteindre plusieurs années.

La construction est close par une dure **muraille** argileuse, sillonnée de galeries, couloirs et cheminées enchevêtrés sans plan défini. Son épaisseur peut dépasser 50 centimètres.

Au centre, une vaste cavité abrite le nid proprement dit, appelé **habitable** ou **endoécie**. Limité par une fine lame d'argile, l'**idiothèque**, cet habitacle repose sur des piliers coniques traversant une **cave**, ce qui l'isole du socle horizontal inférieur. De place en place, quelques trabécules argileux, traversent un espace vide constituant la **paraécie** et relie le nid à la muraille.

L'habitable lui-même est formé de multiples chambres dont les fines cloisons sub-horizontales s'entrecroisent, les laissant largement communiquer entre elles. Vers le centre, mais souvent dans une région excentrée, les matériaux des parois s'affinent, les cloisons plus minces et plus humides deviennent très fragiles, la taille des chambres diminue pour venir au contact d'une cellule en amande de forte taille (20 x 15 cm), la **loge royale**, qui abrite le couple royal.

Certaines chambres contiennent des **meules à champignon**, d'autres encore, à la périphérie et surtout au sommet du nid, débordent de menus fragments végétaux entreposés par les ouvriers, formant des tas de sciure imbibés de salive.

L'atmosphère de cette habitation close est relativement confinée ; fortement chargée en anhydride carbonique (dont le taux peut atteindre 2,5 p. 100, soit 100 fois plus que celui du milieu extérieur), humide (90 à 95 p. 100) sans être saturée, elle convient parfaitement aux termites. L'air diffuse lentement à travers l'épaisse muraille dont la porosité, modifiée par les ouvriers en fonction des conditions extérieures, tend à maintenir constant le milieu interne du nid. En cas de besoin, des galeries verticales peuvent s'enfoncer jusqu'à une cinquantaine de mètres pour permettre aux ouvriers de puiser l'eau indispensable à ces insectes facilement déshydratés.

Partant de ce nid, de nombreuses galeries souterraines, constituant la **périécie**, sillonnent les alentours sur un hectare environ. Ce dense réseau routier est régulièrement parcouru par les ouvriers en quête de nourriture. Ils sont accompagnés par les petits soldats. De place en place, des orifices permettent aux colonnes de récolte de sortir la nuit à l'air libre pour gagner les zones d'alimentation.

Macrotermes subhyalinus

Le nid de *Macrotermes subhyalinus* (RAMBUR, 1842) est un édifice massif en forme de cône argileux pouvant présenter des clochetons fortement encastrés. Il se différencie des constructions de *Macrotermes bellicosus* plus élancées, et dont les campaniles secondaires sont bien détachés du cône principal. Très souvent, un cône de déblais fortement surbaissé entoure la termitière sur un diamètre de plusieurs mètres. Il semble que la taille de ce cône varie en fonction de la nature plus ou moins sableuse des matériaux utilisés pour la construction.

La muraille, épaisse et massive, n'est jamais séparée du feuilleté de l'habitable par une quelconque paraécie. La partie basale repose directement sur le sol ; cave, piliers et socle n'existent pas. Les chambres à meules, qui peuvent être de grande dimension, sont souvent construites en dehors de l'habitable. Les réserves de sciure sont nettement moins importantes que chez *M. bellicosus*. Ces caractères diffèrent fortement de ceux des constructions de *M. bellicosus*. La loge royale, qui ressemble à une grosse amande aplatie, présente des parois de 2 à 3 centimètres d'épaisseur, maçonnées avec de l'argile très fine. Elle abrite le couple royal.

M. subhyalinus semble posséder de grandes possibilités d'adaptation au

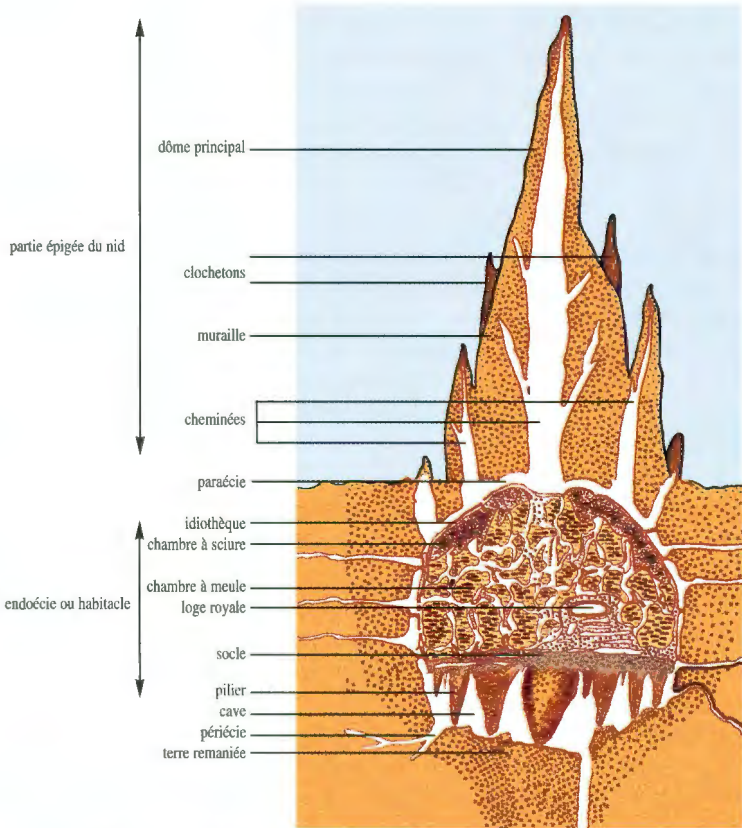


Figure 3 : *Macrotermes bellicosus* : coupe schématique de la termitière (croquis, J. RENOUX).
Figure 3 : *Macrotermes bellicosus* : schematic section of the termitary (drawing J. RENOUX).

The thin sub-horizontal partitions of the multiple chambers building up the habitacle itself intersect, keeping free communication between each other. Towards the center, but often slightly offset, the materials of the partitions refine, the thinner and damper side-walls become very flimsy, the size of the chambers reduces when coming in touch with a large almond-shaped cell (20 cm x 15 cm), the **royal lodge** which givess shelter to the royal couple.

Some chambers contain **fungi moulds** whereas at the periphery and mainly on the nest summit others are overflowing with tiny plant fragments stored by workers and building heaps of saliva impregnated sawdust.

The atmosphere of this closed dwelling place is quite confined; heavily loaded with anhydrid carbon (with a rate up to 2,5 % or 100 times that of the external milieu), humid (90 to 95 %) but not saturated, it perfectly suits to termites. The air spreads slowly through the thick wall whose porosity, regulated by the workers according to external conditions, tends to maintain the internal milieu of the nest constant. When needed vertical galleries are dug down to a depth of up to 50 meters to allow workers to draw the water essential to these easily dehydrated insects.

Departing from the nest, many underground galleries, building the **periecy**, cut accross the surroundings over approximatively one hectare. Workers accompagnied by minor soldiers regularly cover this dense network of tracks in their search for food. Openings in various locations give the harvesting columns the way to reach at night the feeding areas in the open air.

Macrotermes subhyalinus

The nest of *Macrotermes subhyalinus* (RAMBUR, 1842) is a massive cone-shaped clay structure which can show strongly embedded pinnacles. It differenciates from the more slender constructions of *Macrotermes bellicosus* whose secondary campaniles stand out clearly from the main cone. Very often a strongly surbased cone of debris surrounds the termitary over a diameter of several meters. Apparently the size of this cone depends on the more or less sandy nature of materials used for the construction.

The massive and thick wall is never separated from the foliated habitacle through any paraecy. The basic part rests directly on the ground; cellar, pillars and basement do not exist. The mould chambers, which can be of a large size, are frequently built outside the habitacle. Reserves of sawdust are significantly smaller than in *M. bellicosus*. These features differer strongly from those of *M. bellicosus* constructions. The sides of the royal lodge, which looks like a flattened almond, are 2 to 3 cm thick and built with very fine clay. It hosts the royal couple.



niveau des constructions et la morphologie de ses nids varie fortement en fonction des conditions environnementales :

— aux alentours de N’Djamena, les nids ressemblent au type fondamental, présentant un cône principal bien développé, flanqué de quelques tourelles encastrées. La majorité des meules sont regroupées à la périphérie de la partie centrale. Quelques-unes situées hors de l’habitacle sont creusées à une vingtaine de centimètres de profondeur ;

— vers le fleuve Niger, les nids de la même espèce apparaissent comme des monticules fortement surbaissés, de 1,50 à 2 mètres de diamètre, construits en boue sèche ; la muraille, mince, ne dépasse guère 10 centimètres d’épaisseur. Sous ce plastron argileux court un réseau lâche de galeries reliant des chambres à meules plates et dispersées sur une grande surface.

Répartition des deux espèces

Si l’ensemble des Macrotermitinae semble disparaître quand la teneur en argile tombe au dessous de 10 p. 100, les deux espèces ci-dessus diffèrent dans le choix des matériaux constitutifs du nid. L’argile domine chez *M. subhyalinus*, tandis que *M. bellicosus* réussit à construire dans les régions plus sableuses. Toutefois, à taille égale, les nids du second contiennent une plus grande quantité d’argile due à l’épais plancher argileux soutenu par des piliers également argileux. *M. bellicosus* construirait de préférence sur des sols ferrallitiques, tandis que *M. subhyalinus* préférerait les sols à montmorillonite et attapulgite. La répartition géographique des deux espèces de *Macrotermes* est donc influencée par la nature pétrographique de la roche sous-jacente, le type de sol qu’elle engendre et l’hydrologie. Toutefois, ces deux espèces peuvent construire à quelques dizaines de mètres l’une de l’autre.

Les rhinotermitidae

La famille des Rhinotermitidae contient les termites les plus inquiétants parmi les xylophages, tout particulièrement la sous-famille des Coptotermitinae qui ne possède que le genre *Coptotermes*, le seul qui sera envisagé ici.

Coptotermes

Le genre *Coptotermes* (WASMANN, 1896) est unique dans la sous-famille des Coptotermitinae (Rhinotermitidae). Il est pantropical et comporte 45 espèces dont 5 en Afrique tropicale. Parmi les termites xylophages, ce genre est un des plus redoutables pour les végétaux vivants.

Quand des terrains vierges sont mis en culture, le sous-solage ne dépasse guère 30 à 40 centimètres et les colonies de *Coptotermes* survivent dans les troncs morts enterrés, ceux-ci leur servant de nourriture pendant quelques années. Après la disparition de ces bois morts, l’attaque des arbres vivants ou des cultures situées à l’aplomb rend leur présence évidente.

Les nids de *Coptotermes* ne sont connus que pour quelques espèces. Leur mode de construction et leur localisation sont très variables. En Afrique, toutes les espèces construisent des nids en “carton”.

Le nid de *Coptotermes intermedius* Silvestri —qui nous intéresse ici— a été décrit d’après une observation faite sur un nid récolté dans la région de Dakar.

Nids

On admet, en règle générale, que les nids des différentes espèces de *Coptotermes* africains sont construits à partir d’une pièce de bois mort. Cependant, on les rencontre souvent à la périphérie ou à l’intérieur des grandes termitières de *Macrotermes* et *Odontotermes* spp. C’est sans doute cette proximité et cet inquilinisme qui dans de nombreux cas conduisent les agriculteurs à attribuer certains dégâts à ces deux derniers genres, dont seul le nid est visible.

Le feuilleté interne est généralement constitué de nombreuses petites chambres aplaties communiquant par des orifices de taille variable. Les ouvriers maculent les parois d’excréments liquides leur donnant un aspect moucheté caractéristique. La partie centrale du nid est plus compacte et mieux ordonnancée que la périphérie, dont les chambres sont plus grandes et moins régulières. Du nid partent de nombreuses galeries souterraines ou courant à la surface des bois ; elles permettent aux ouvriers d’accéder avec des risques minimaux à des sources de nourriture parfois fort éloignées du nid.

M.subhyalinus seems to avail of large adaptation capacities for its constructions and the morphology of the nests varies considerably according to environmental conditions :

— in the surroundings of N’Djamena the nests are of the fundamental type, with a well developped main cone flanked by a few well embedded turrets. Most moulds are grouped together at the periphery of the central part. Some of them located outside the habitacle are dug at a depth of about 20 cm ;

— towards the river Niger, nests of the same species appear as strongly flattened mounds of 1,5 to 2,0 m diameter and built with dry mud ; the thin wall hardly exceeds 10 cm in thickness. A loose network of galleries spreads under this clayey shelter and rely flat mould chambers scattered over a large area.

Distribution of the two species

If most Macrotermitinae disappear when the clay content of the soil falls below 10 per cent, the two a.m. species differ in the choice of the nest components. Clay is dominant with *M.subhyalinus* while *M.bellicosus* succeeds to built nests in more sandy areas. For equal sizes, however, the nests of the second contain a higher quantity of clay due to the thick clayey groundfloor supported by pillars also made of clay. *M.bellicosus* would preferably built on ferrallitic soils, while *M.subhyalinus* would favor montmorillonite and attapulgite soils. The geographic distribution of these two species of *Macrotermes* is thus conditioned by the petrographic nature of the underlaying rock, the type of soil engendered and the hydrology. These two species, however, are capable of building nests a few ten of meters apart.

Rhinotermitidae

The Rhinotermitidae family contains the most worrying among the wood eating termites, more particularly the sub-family Coptotermitinae with only the genus *Coptotermes*, the only one considered here.

Coptotermes

The genus *Coptotermes* (WASMANN,1896) is unique in the sub-family Coptotermitinae (Rhinotermitidae). A pantropical genus including 45 species of which 5 are found in Africa, it is one of the most fearsome for living plants among xylophagic termites.

When virgin land is brought under cultivation the depth of tilling does not exceed 30-40 cm and the *Coptotermes* colonies survive in the buried dead trunks providing them food for several years. After this woods have been eaten away, the attacks on living trees and crops straight on top make their presence evident.

The nests of *Coptotermes* are known only for a few species. Their construction modus and their location vary widely. In Africa all species build “cardboard” nests.

Nest

It is generally accepted that the nests of the african species of *Coptotermes* are built from a piece of dead wood. They are often found, however, inside or at the periphery of the large *Macrotermes* or *Odontotermes* spp. termitaries. Because of that proximity farmers certainly attribute the damages to that two last species, as only their nests are apparent.

The internal foliation is usually made of a large number of small flattened chambers communicating through apertures of various sizes. The sides are stained with liquid excrements from the workers which give them a characteristic spotted aspect. The central part of the nest is more compact and better structured than the periphery where the chambers are bigger and less regular. Numerous galleries spread from the nest underground or at the surface of woods, giving the workers access with a minimum of risks to sometimes fairly distant food sources.

The hypogetic location of most of their nests confers *Coptototermes* very constant climatic conditions (temperature and humidity) providing them an easy adaptation to changeable external conditions.

Their ability to produce in large numbers neotenic sexual forms (replacement individuals) procures a great facility to extend their harvest area from the polycalic (secondary) nests.



La localisation hypogée de la plupart de leurs nids procure aux *Coptotermes* des conditions climatiques (température et humidité) très stables, leur permettant de s'adapter à des conditions externes variables.

Leur possibilité de produire des individus sexués néoténiques (individus-sexués de remplacement) en grand nombre facilite grandement l'extension de leur aire de récolte à partir de nids polycaliques (nids secondaires).

Régime alimentaire spécifique de *Coptotermes* spp.

Les termites appartenant à la famille des Rhinotermitidae ont la particularité de sentir le bois à distance, sans doute grâce à des chimiorécepteurs olfactifs disposés sur les antennes. Le bois laissé sur le sol est rapidement détecté par les ouvriers qui cheminent dans les galeries souterraines. Des expériences de préférendum ont d'ailleurs montré que les diverses essences végétales n'avaient pas la même valeur attractive. Quelques espèces sont même inféodées à certains arbres (en Australie *Coptotermes acinaciformis* semble étroitement associé aux plantations d'*Eucalyptus*).

Coptotermes est un des genres les plus nuisibles car ses nids, souvent construits en dehors des zones de récolte, sont difficiles à localiser avec précision et donc malaisés à détruire. En outre, il récolte ses aliments sans s'exposer à l'air libre.

Comme tous les Rhinotermitidae, *Coptotermes* possède des glandes tarsiennes servant à marquer les pistes par des traces odorantes. Cette particularité explique en partie la rapidité (moins de 24 heures) avec laquelle les ouvriers de cette famille arrivent sur un appât mis en terre. Elle devrait faciliter une lutte par des appâts empoisonnés.

Le bois mort relativement dégradé est l'aliment habituel du genre *Coptotermes*. Celui-ci marque une préférence pour les zones du bois qui contiennent le plus d'amidon, ce qui se traduit, au moins au début, par une attaque différentielle en feuilleté, en particulier dans les bois durs dont les parties les plus coriaces restent en relief pendant un certain temps.

Certains champignons parasites du bois, exercent une action certaine —attractive ou répulsive— sur les individus de ce genre :

- *Lenzites trabea* possède une odeur propre qui attire les Rhinotermitidae. D'autres champignons parasites du bois mort peuvent en favoriser l'attaque en détruisant des substances toxiques contenues dans le bois sain :
- Un champignon donné peut exercer une action attractive ou répulsive suivant les espèces de termites : un champignon attractif pour *Coptotermes* repousse *Heterotermes* et *Reticulitermes*.
- D'autres champignons sécrètent des toxines mortelles pour les termites.
- Les bois attaqués par certains champignons peuvent aussi émettre une odeur attractive.

Toutefois, il arrive fréquemment que diverses espèces de *Coptotermes* exploitent des arbres vivants, *C. intermedius* attaque fortement les agrumes dans toute l'Afrique sahélienne. *C. curvignathus* fait des ravages considérables sur les cocotiers de Sumatra.

ALIMENTATION

Comme la plupart des activités de la colonie, la nutrition est un phénomène collectif et social. La chaîne alimentaire de la colonie, de la recherche et la récolte à la **trophallaxie** (échange de nourriture entre les membres de la société) en passant par l'élaboration des aliments, est organisée par les ouvriers qui présentent un certain polyéthisme : les stades ultimes se consacraient plus particulièrement aux tâches de récolte, tandis que les plus jeunes dispenseraient les soins au couvain. Des études fines de la structure des glandes salivaires tendent à confirmer les observations comportementales.

La cellulose est hautement appétente pour tous les termites qui consomment la matière végétale sous de nombreuses formes, notamment le bois sec ou altéré, mais aussi le bois vivant. Ce bois est d'une digestion laborieuse, les longues chaînes de cellulose sont déjà difficiles à métaboliser,

Diet specific to *Coptotermes* spp.

Termites of the Rhinotermitidae family show the peculiarity to smell wood from afar, probably thanks to olfactory chemio-receptors placed on their antenas. Wood left on the ground is quickly localized by workers travelling in the underground galleries. Preferendum experiences have further shown that the various plant species do not have the same attractive effect. Some termite species are even pledged to certain trees (in Australia *Coptotermes acinaciformis* seems to be closely associated with *Eucalyptus* plantations).

Coptotermes is one of the most damaging species as its nests often built outside the cropping areas are difficult to locate precisely and thus uneasily destroyed. In addition the genus harvests its feed without exposure to the open air.

Like all Rhinotermitidae, *Coptotermes* has tarsial glands used to identify the trails with odoriferous marks. This peculiarity explains that the workers of a family very quickly (in less than 24 hours) join a lure put in the soil. This ability should help in control by the use of poisonous baits.

The genus *Coptotermes* feeds usually on relatively rotten wood. Wood areas with a higher content of starch are preferred. This results, at least in the beginning, in a differential attack along layers especially in hard woods where the toughest parts remain in relief for a while.

Some parasitic fungi of wood have a real attractive or repellant influence on the individuals of this genus :

- Rhinotermitidae are attracted by the proper fragrance of *Lenzites trabea*. Other fungal parasites of dead wood can favour its attack by destroying toxic substances contained in healthy wood.
- A particular fungus can exert an attractive or repellant action according to the termite species : a fungus attracting *Coptotermes* repulses *Heterotermes* and *Reticulitermes*.
- Other fungi produce toxins fatal to termites.
- Woods attacked by particular fungi can also expell an odour attracting termites.

Frequently, however, various species of *Coptotermes* exploit living trees. *C. intermedius* strongly attacks citrus in sahelian Africa. *C. curvignathus* ravages heavily coconut palms on Sumatra.

NUTRITION

Like most activities of the colony, nutrition is a collective and social phenomenon. From search and harvest to **trophallaxy** (exchange of food between members of the society) going through the elaboration of foodstuff, the nutritional chain is organized by the workers which show a certain degree of polyethism : the ultimate stages are more specifically devoted to harvesting tasks, while the younger ones would take care of the brood. Detailed studies of the salivary glands structure tend to confirm these behavioural observations.

Cellulosis is highly appreciated by all termites consuming vegetal matter in various forms, among others dry or alterate wood, but also live wood. Wood is of a heavy digestion, the long cellulosic chains are difficult to metabolize, and the presence of tannin and aromatic molecules, like lignin, makes it even more difficult to digest. Each species has its own nutritional preferences.

Eucalyptus spp. provide a selected dish for several species of *Coptotermes* while various species of *Odontotermes* more particularly appreciate faeces from herbivores, with a high content of cellulosis and nitrogen, and enjoy them protected by a clay plaster.

Foodstuff harvesting techniques

Some termite species establish their nests in the food source itself, others in areas with favorable ecological parameters but have then to search for their food. To some extent termites may memorize the location of harvest areas, an ability confirmed by laboratory tests indicating the possibility of apprenticeship in that insects.



mais la présence de tanins ou de molécules aromatiques comme la lignine le rend encore plus indigeste. Chaque espèce a ses propres préférences alimentaires.

Les *Eucalyptus* représentent un mets de choix pour différentes espèces de *Coptotermes*, tandis que les excréments d'herbivores, riches en cellulose et en azote, sont particulièrement appréciés par différentes espèces d'*Odontotermes* qui les dégustent à l'abri d'un placard argileux.

Techniques de récolte des aliments

Certaines espèces de termites peuvent établir leurs nids dans la source de nourriture même, d'autres dans des zones dont les paramètres écologiques leur sont plus favorables, mais ils doivent alors aller à la recherche de leur nourriture. Il semble d'ailleurs que les termites aient une certaine mémoire de l'emplacement des zones de récolte, aptitude attestée par des expériences de laboratoire qui indiquent une possibilité d'apprentissage chez ces insectes.

Si les Macrotermitinae ne semblent pas avoir de sensibilité aux émanations d'odeurs provenant de la source de nourriture, il n'en n'est pas de même chez les Rhinotermitidae qui sentent le bois à distance.

Les sources de nourriture peuvent se situer à une grande distance des nids et plusieurs techniques de récolte sont mises en jeu pour y accéder. Ces méthodes, variables suivant les espèces, répondent cependant à quatre schémas types : la récolte à l'air libre, la construction de galeries-tunnels superficielles maçonnées conduisant à la zone de récolte, l'élaboration de larges placards au-dessus de la zone de récolte, le forage de galeries souterraines débouchant sous la zone de récolte.

A l'air libre

Dans les termitières construites en forêt, la récolte se fait souvent à l'air libre, en particulier de nuit. Chez *M. subhyalinus* ou quelquefois *M. bellicosus* des colonnes de récolte partent en expédition à la tombée de la nuit. Elle sont généralement composées de grands ouvriers flanqués de petits soldats, auxquels quelques grands soldats peuvent se mêler, mandibules tournées vers l'extérieur, prêts à l'attaque. La proportion de soldats semble varier avec l'heure. Les sorties se font à partir d'ouvertures de 10 à 15 millimètres de diamètre pratiquées à la base du nid et en rapport avec la périécie (chez d'autres espèces, *M. michaelsoni* par exemple, certaines ouvertures sont pratiquées à grande distance de la base du nid). Le flot d'ouvriers parcourt au plus une cinquantaine de mètres puis les ouvriers se dispersent pour la moisson. Brindilles, feuilles et fétus sont sectionnés par les milliers de mandibules dont le bruit de cisaille peut se distinguer parmi les stridulations nocturnes de la forêt africaine. Inquiétés, les ouvriers frappent le sol de la face inférieure de leur tête (gula), produisant un crépitement rythmé caractéristique, nettement audible à distance. La signification de ce comportement reste inconnue, d'autant plus qu'il ne semble pas correspondre à un signal d'alarme, les ouvriers continuant la récolte apparemment sans autre perturbation. Leur récolte individuelle terminée, ces ouvriers retrouvent leurs semblables et se reforment en colonnes pour le retour. Ils reviennent au nid, serrant entre leurs mandibules la moisson qu'ils déposeront dans les chambres périphériques, formant, chez *M. bellicosus*, des tas de sciure abondants qui seront imbibés de salive. *M. subhyalinus* mange sur place bois, graminées ou divers végétaux et fait moins de réserves de sciure. Il dépose directement les mylosphères sur les meules dès son retour au nid. La présence de chlorophylle verte dans les mylosphères régurgitées par les ouvriers montre qu'ils sont capables de s'attaquer aux végétaux vivants et que leur transit intestinal est rapide. Au lever du soleil, tous les individus ont regagné leur nid et les orifices de sortie sont obturés.

L'aire de récolte ou zone trophoporique est variable selon les espèces ; elle est très vaste tant chez *M. subhyalinus* que chez *M. bellicosus* et se matérialise parfaitement dans un champ cultivé où elle dessine une circonférence souvent dépourvue de végétation. Ce schéma de récolte, constant chez les fourrageurs, se décline différemment suivant les familles.

Les galeries souterraines

Les galeries souterraines constituent la périécie des termitières, appelée également aire trophoporique. Elles sont souvent revêtues d'un enduit maçonné, en particulier au départ du nid. Chez les termites du genre *Macrotermes*, leur longueur peut dépasser 100 mètres.

If Macrotermitinae seem to have no sensibility for exhalations of flavours coming from the feed sources, it is not the case of Rhinotermitidae capable of smelling wood from a great distance.

Several harvest techniques are used to reach feed sources which may be located at a great distance from the nest. Even varying with species these methods follow four main types of procedures: the harvest in the open air, the construction of superficial galleries/tunnels leading to the harvest area, the elaboration of wide plasters on top of the harvest area, the digging of underground galleries ending up under the harvest area.

In the open air

For termitaries built in the forest, the harvest often occurs in the open air, especially at night. In *M. subhyalinus* and sometimes *M. bellicosus* harvest columns go on expedition at night. They generally consist of major workers flanked by minor soldiers, sometimes mixed with major soldiers, their mandibles pointed towards the exterior, ready to attack. The proportion of soldiers depends on the hour of the day. Outings occur from exits 10 to 15 mm in diameters pierced at the base of the nests and connected to the periecy (in other species, for instance *M. michaelsoni*, apertures are partly opened up at a great distance from the base of the nest). The flow of workers covers at the most fifty or so meters, then workers spread for the harvest. Thousands of mandibles sever twigs, leaves, and wisps and their shears like noise can be distinguished among the nocturnal chirrings of the african forest. Worried, the workers knock the soil with the inferior part of their head (gula) producing a characteristic and rythmic rattling clearly audible from a distance. The signification of this behaviour is unknown since it does not apparently correspond to an alarm signal, the workers pursuing their harvest without any visible disturbance. Having achieved their individual harvest, the workers join their fellows and build again a column to return. They return to the nest holding the harvest tight between their mandibles and dump it in the peripheric chambers where they build abundant heaps of sawdust later impregnated with saliva in *M. bellicosus*. *M. subhyalinus* eats on the spot wood, grasses or various plants and builds less reserves of sawdust. It sets the mylospheres directly on the mould immediately upon the return to the nest. Green chlorophyll present in mylospheres regurgitated by the workers demonstrates their ability to attack live plants and their rapid intestinal transit. By sunrise all individuals have got back to the nest and the exits are sealed.

The harvest area, or trophoporic area, varies with the species; wide-ranging as well in *M. subhyalinus* than in *M. bellicosus*, it materializes perfectly in a cultivated field where it draws a circle without vegetation.

This method of harvesting, constant in foragers, shows variations according to families.

Underground galleries

These galleries constitute the periecy of termitaries, also called trophoporic area. They are frequently covered with a consolidating coating, especially at the departure from the nest. In termites from the genus *Macrotermes* their length can exceed 100 m.

Tunnel-galleries

These tunnel-galleries often constitute the only indicator for the presence of termites. Their shape, texture and constitutive materials differ among species. Semicylindric and applied on a variable substratum, they are built with a wide range of materials : plant residues, excrements, soil particles, sand grains, ... Diameter and shape change according to species and their length depends on the distance to the source of food.

Clay plasters

In many Macrotermitinae species the harvest of foodstuff occurs under the protection of clay plasters covering the substances feeding the workers. These flattened cavities measure a few millimeters in height but can extend over several square decimeters. Grasses and twigs can be totally covered by a clay muff persisting when the plant has been devoured. These shields protect the workers from the light, airstreams and mainly from dehydration. These variable practice is mostly applied in countries with a dry tropical climate, like the one in the Lake Chad Basin.



Les galeries-tunnels

Ces galeries-tunnels sont souvent les seuls indices qui trahissent la présence de termites. Leur forme, leur texture, leurs matériaux varient avec les espèces.

Hémicylindres appliqués sur divers substrats, elles sont construites avec des matériaux variés : débris végétaux, excréments, particules terreuses, grains de sable... Leur diamètre et leur aspect varient selon les espèces, et leur longueur est fonction de l'éloignement de la source de nourriture.

Les placards d'argile

Chez de nombreuses espèces de Macrotermitinae, la récolte des aliments se fait à l'abri de placards d'argile recouvrant les substances dont les ouvriers se nourrissent. Ces cavités aplaties mesurent quelques millimètres d'épaisseur mais peuvent atteindre plusieurs décimètres carrés. Les herbes et les petites branches peuvent être totalement entourées par un manchon argileux qui subsiste lorsque la plante a été mangée. Ces constructions abritent les ouvriers de la lumière, des courants d'air et surtout de la dessiccation. Cette pratique, variable, semble maximale dans les pays à climat tropical sec, comme celui qui règne dans le Bassin du Lac Tchad.

Remplissage des cavités "alimentaires" chez les macrotermitinae

Les ouvriers de la famille des champignonnistes ont une habitude fort curieuse dont la finalité est incertaine.

Lorsqu'une cavité apparaît à la suite d'un prélèvement de nourriture, les ouvriers s'empressent de la combler avec de l'argile maçonnée. Cette pratique semble empêcher les bactéries et moisissures d'envahir la cavité comme elles le font inéluctablement en pays tropical. En effet, la salive des termites, en particulier celle des champignonnistes, paraît contenir des antiseptiques qui inhibent le développement des organismes saprophytes. Cette particularité est mise en évidence sur les meules à champignon qui, vivantes et entretenues par les termites, ne laissent proliférer que le seul *Termitomyces*, alors qu'après leur mort toutes sortes de champignons viennent les polluer.

Métabolisme

En Afrique intertropicale, les termites, qui représentent la biomasse la plus importante des sols, ont une influence considérable, aussi bien écologique qu'économique, par leur régime alimentaire et leur opportunisme. Cette importance dans les processus de décomposition et de recyclage de la matière organique est due à une distribution des espèces dans des biotopes variés qu'elles ont pu coloniser grâce à une diversification de leur régime alimentaire et à leur métabolisme particulier.

L'étude des équipements enzymatiques de plusieurs espèces de termites africains à régimes alimentaires différents a permis de montrer que ces insectes sont capables de dégrader les différents composés complexes de la matière végétale (lignine, tanins, polysaccharides...) en faisant appel à des symbiotes, spécialisés dans la dégradation de la matière organique.

La cellulolyse se fait sous l'action synergique des enzymes propres et des enzymes acquises (endocellulases, exocellulases, hémicellulases, glucosidases, xylanases, laminarinases...). Toutefois, la chaîne métabolique diffère suivant les familles. Chez la plupart des xylophages et chez les humivores, l'intestin postérieur abrite la grande majorité de la microflore qui est le plus souvent le siège de la cellulolyse et de l'hémicellulolyse. Chez tous les champignonnistes et quelques xylophages, c'est l'intestin moyen qui domine largement pour l'ensemble des activités enzymatiques. Cette prépondérance met en évidence le rôle du champignon exosymbiotique dont les enzymes sont absorbées par le termite lorsqu'il consomme la meule.

L'étude des mycotêtes de *Termitomyces* prélevées sur les meules montre d'ailleurs que ce champignon symbiotique présente des activités cellulolytiques et hémicellulolytiques exceptionnelles.

Les termites possèdent un système original et efficace pour acquérir et conserver leur azote. Grâce à leurs bactéries nitrifiantes, ils fixent l'azote atmosphérique et seraient également susceptibles de dégrader l'acide

Filling of food cavities in Macrotermitinae

The workers of the fungus farmers present a surprising habit whose finality remains uncertain.

When a cavity appears following the withdrawal of feed, the workers quickly fill it out with triturated clay. This practice apparently restrain bacteria and mould from invading the cavity as they ineluctably do in tropical countries. Saliva of termites, especially the one of fungus farmers obviously contains antiseptics inhibiting the development of saprophytes. This peculiarity becomes evident on fungus moulds which, when alive and maintained by termites, only allow the proliferation of *Termitomyces* whereas a variety of fungi invade them after their death.

Metabolism

Through their nutritional regime and their opportunism, termites, which represent the major biomass of the soils, have a considerable ecological as well as economical influence in intertropical Africa. This importance in the dismantling and recycling processes of organic matter comes from the distribution of species in various biotopes they could colonise because of a diversified diet and a specific metabolism.

Studies on the enzymatic setup of several species of african termites concluded that these insects are able to degradate the various complex components of vegetal matter (lignin, tannin, polysaccharides,...) helping themselves with symbiontes specialized in the dismantling of organic matter.

Cellulolysis occurs under the synergetic action of own enzymes and acquired enzymes (endocellulases, exocellulases, hemicellulases, glucosidases, xylanases, laminarinases, ...) Nevertheless, the metabolic chain differs among families. In most of the xylophages and in the humus feeders, the lower intestine hosts the great majority of the microflora which is most frequently the centre of cellulolysis and hemicellulolysis. In all fungus farmers and some xylophages enzymatic activities concentrate mainly in the middle intestine. This preponderance enlightens the role of the exosymbiotic fungus whose enzymes are absorbed when the termite eats the mould.

The study of *Termitomyces* mycoheads taken out of moulds further illustrates the exceptional cellulolytic and hemicellulolytic activities of this symbiotic fungus.

Termites have an original and efficient system to acquire and keep their nitrogen. They fix atmospheric nitrogen thanks to their nitrifying bacteria and would also be able to brake down ureic acid using ureolytic bacteria.

The oxydation metabolism follows a classical Krebs cycle, but is doubled by a fermentation metabolism generating the production of acetate and the emission of CO₂, CH₄ and H₂. CO₂ is the main gas given off and xylophages are the highest producers. Only humus feeders and fungus farmers of the forest (*Macrotermes mülleri*) produce significative quantities of CH₄ which accounts for a maximum of 16per cent of emitted gases (case of *Cubitermes speciosus*).

AGRONOMIC VALUE OF TERMITARY SOILS

Many observations made by agronomists, and the observed facts — apparently contradictory — demonstrate the complexity of a phenomenon where the variation of little known parameters results in seemingly opposed responses because of an insufficient knowledge of termite biology.

Generally speaking, the termitary soil seems to be of a higher fertility than the surrounding ones.

The destruction and levelling of large termitaries to install industrial crops are very instructive, for the consequences of the plantation — sugar cane for instance — can show big variations :

- he termitary has not been killed and the builder termites (*M. subhyalinus*) as well as the commensal termites (*Ancistrotermes*



urique grâce à des bactéries uréolytiques. Cette particularité entraîne dans les sols des termitières la présence d’une quantité d’azote organique supérieure à celle des sols avoisinants.

Le métabolisme oxydatif se réalise suivant un cycle de Krebs classique, mais il est doublé d’un métabolisme fermentatif qui engendre la formation d’acétate et l’émission de CO₂, CH₄ et H₂. Le principal gaz émis est le CO₂, et les xylophages en sont les plus gros producteurs. Seules les espèces humivores et un champignoniste de forêt (*Macrotermes mülleri*) émettent des quantités significatives de CH₄ qui représente au maximum 16 p. 100 des gaz émis (cas de *Cubitermes speciosus*).

VALEUR AGROLOGIQUE DES SOLS DE TERMITIÈRES

De nombreuses observations réalisées par les agronomes, et les faits observés —apparemment contradictoires— montrent la complexité d’un phénomène dont la variation de paramètres mal connus engendre des réponses paraissant opposées en raison d’une connaissance insuffisante de la biologie des termites. D’une façon générale, il semble que la terre de termitière soit plus fertile que les terrains avoisinants.

L’arasement et le nivellement des grandes termitières pour l’installation des cultures industrielles est très instructive, car les conséquences de la mise en culture —cane à sucre par exemple — peuvent être très variables :

- la termitière n’a pas été tuée, et les termites constructeurs (*M. subhyalinus*) comme les termites inquilins (*Ancistrotermes periphra*sis) consomment la cane tout autour de la termitière qui se reconstruit ;
- la termitière a été détruite et l’ensemble du nid a été arasé, le sol sous-jacent mis à nu est peu fertile et la cane pousse mal ;
- enfin, troisième possibilité, la termitière est tuée, le sol humifère est resté en place avec une hydrologie meilleure et une quantité d’azote supérieure aux sols environnants et la cane pousse mieux.

Matériaux constitutifs du nid

L’argile maçonnée par les Macrotermitinae retient plus d’eau que les sols d’où elle est extraite. C’est un des facteurs qui favorise la végétation —et les cultures— sur l’emplacement des vieilles termitières, ce que savent fort bien les paysans et que nous avons pu observer en différents endroits (République centrafricaine, Congo, Kenya, Niger...). Un autre facteur favorable à la végétation est la teneur en carbone, azote et matière humique totale, supérieure à celle des sols alentours. Teneur qui se révèle seulement après la mort de la termitière et la destruction de la muraille, elle-même pauvre en matière organique. L’accroissement en calcium, magnésium, potassium et en bases échangeables a également été constaté dans les matériaux constitutifs du nid de *M. bellicosus* et *M. subhyalinus*.

Termites et latérisation

L’action des termites semble liée, lorsque le climat et le régime des eaux souterraines y sont favorables, à la genèse des roches d’imprégnation ferrugineuse, et en particulier des latérites vraies avec alvéoles communiquant par des galeries. Mais, d’après les pédologues, des latérites peuvent également se former en dehors de toute intervention termitique.

Hydrologie

En règle générale, *M. bellicosus* est moins exigeant en eau que *M. subhyalinus*, en particulier les niveaux d’engorgement hydrique lui sont moins contraignants. Comme il est également moins exigeant dans le choix des matériaux, il descend ses forages beaucoup moins profondément que *M. subhyalinus* qui a été observé jusqu’à 12 mètres de profondeur.

*periphra*sis) consume the cane all around the newly constructed mound ;

- The termitary has been destroyed and the whole nest levelled, the subjacent soil laid bare is of low fertility and the cane grows poorly ;
- Last, the third possibility : the termitary is killed, the humiferous soil remains on the spot with a better hydrology and a content of nitrogen higher than in neighbouring soils and the cane grows better.

Components of nests

Clay triturated by Macrotermitinae retains more water than the soils where it comes from. This is one of the factors which favours vegetation — and crops — on the location of old termitaries, a fact well known to the farmers we could observe in different places (Central African Republic, Congo, Kenya, Niger, ...). Another factor favourable to vegetation is the grade of carbon, nitrogen and total humic matter higher than in surrouding soils. This grade only becomes obvious after the death of the termitary and the destruction of the wall, which itself is poor in organic matter. An increase of calcium, magnesium, potassium and exchangeable bases has also been noted in different components of nests from *M.bellicosus* and *M.subhyalinus*.

Termites and laterization

Termite action appears to be related, when climate and underground water regimes are favourable, to the genesis of ferruginous rocks and especially true laterites with alveolae communicating by galleries. According to soil scientists, however, laterites can be formed without any intervention by termites.

Hydrology

As a general rule *M.bellicosus* is less demanding for water than *M.subhyalinus*, and levels of water clogging are, in particular, less of a constraint to it. Also less demanding in the choice of its construction materials, its drillings go less deep than the ones of *M.subhyalinus* which has been observed down to 12 m underground.

Due to the humidity maintained constant by the termites themselves and to the particular hydric regime of the constituents of large termitaries, crops planted above them suffer with a sometimes important delay from the effects of the dry season.

TERMITE DAMAGE TO LIVE PLANTS

Many recent observations in intertropical Africa, especially in the sahelian zone, prove that certain termites, mainly the fungus farmers, increase their attacks on various live plants (Table 1).

Worrying facts have been noticed in intervals over several years :

- **Central African Republic**

In 1961, P.P. GRASSE noticed : “I several times have seen cassava plants bearing beautiful tubers, cotton plants, etc... well growing on living mounds of *Bellicositermes subhyalinus* rex in the south of the Central African Republic.”

In 1991, thirty years later, in the same region, we observed badly damaged fields (sugar cane, maize), or even totally destroyed (okra, cassava) in the Ouka through this same species.

- **Senegal**

In his work on isoptera of the Cabo Verde Archipelago, J. ROY-NOEL (1972) indicates the fortuitous occurence of *Coptotermes intermedius* and the one even more rare of *Coptotermes sjöstedti*. No mention is made in his thesis — which is twenty-two years old — of significant damages due to termites on live plants.



Tableau 1 :Plantes attaquées par les termites en Afrique (hors canne à sucre)
Table 1 : Crops and plants (other than sugar cane) attacked by termites in Africa

CULTURES	ESPÈCES	LOCALISATION	AUTEURS
Albizzia lebbecke	Macrotermes subhyalinus	Sénégal	RENOUX J.
Anacarde	Microcerotermes fuscotibialis Coptotermes intermedius	Sénégal Sénégal	ROY-NOEL J. 1982 RENOUX J.
Arachide	Amitermes evuncifer Macrotermes bellicosus Macrotermes natalensis Microtermes lepidus Microtermes spp. Microtermes spp. Microtermes thoracalis Odontotermes bruneus Odontotermes sp. Odontotermes spp. Pseudacanthotermes militaris	Nigeria Soudan Soudan Nigeria Éthiopie Nigeria Soudan Afrique Nigeria Afrique et Asie République centrafricaine	SANDS, 1973 A BRADER, 1976 BRADER, 1976 JONHSON & GUMEL, 1981 COWIE et al., 1989 SANDS, 1973 A BRADER, 1976 REDDY & SAMMAIAH, 1988 JONHSON & GUMEL, 1981 SANDS, 1960 RENOUX J.
Azadirachta indica	Odontotermes pauperans Odontotermes spp.	Sénégal Tchad	RENOUX J. RENOUX J.
Cacao	Neotermes gestroi Odontotermes obesus	Afrique de l'Ouest "	HARRIS, 1955 REDDY, DNR, PUTTASWAMY, 1983
Casuarina equisetifolia	Microcerotermes solidus et/ou M. parvus Amitermes evuncifer	Sénégal "	ROY-NOEL, 1982 "
Citronnier	Coptotermes intermedius	Sénégal	RENOUX J.
Cordyla pinnata	Macrotermes subhyalinus	Sénégal	RENOUX J.
Cocotier	Macrotermes subhyalinus	Nigeria	COLLINS, 1984
Coton	Allodontotermes sp. Ancistrotermes latinotus Ancistrotermes latinotus Hodotermes mossambicus Microtermes thoracalis Odontotermes badius Odontotermes latericius Macrotermes subhyalinus rex	Afrique centrale Afrique centrale Ouganda Tanzanie Soudan Afrique centrale Afrique centrale République centrafricaine	SANDS, 1960 SANDS, 1960 HARRIS, 1955 HARRIS, 1955 HARRIS, 1955 SANDS, 1960 SANDS, 1960 RENOUX J.
Eucalyptus camaldulensis	Odontotermes nilensis Microcerotermes solidus et/ou M. parvus Odontotermes pauperans Macrotermes subhyalinus	Sénégal " " Sénégal	ROY-NOEL, J 1982 " " RENOUX J.
Eucalyptus grandis	Macrotermes natalensis Macrotermes bellicosus Macrotermes natalensis	Afrique du Sud Ouganda Ouganda	SOUTH-AFRICA ICFR,1986 BROWN, 1965 BROWN, 1965
Eucalyptus sp.	Pseudacanthotermes militaris	Ouganda	BROWN, 1965
Gombo	Ancistrotermes sp.	République centrafricaine	RENOUX J.
Hévéa	Ancistrotermes guineensis	Guinée	RENOUX J.
Igname	Amitermes evuncifer Amitermes evuncifer Ancistrotermes spp. Microtermes spp.	Afrique de l'Ouest Afrique de l'Ouest Afrique de l'Ouest Afrique de l'Ouest	SANDS, 1962 SANDS, 1973 a SANDS, 1962 SANDS, 1962
Maïs	Allodontotermes giffardi Allodontotermes tenax Amitermes evuncifer Ancistrotermes cavithorax Ancistrotermes latinotus Ancistrotermes sp. Macrotermes bellicosus Macrotermes falciger Macrotermes sp. Macrotermes sp. Microtermes albopartitus Microtermes redenianus Microtermes sp. Odontotermes bruneus Odontotermes smeathmani Odontotermes sp. Pseudacanthotermes militaris Macrotermes subhyalinus rex Odontotermes sp.	Nigeria Tanzanie Nigeria Nigeria Tanzanie Éthiopie Nigeria Zimbabwe Éthiopie Malawi Tanzanie Tanzanie Afrique Afrique Nigeria Afrique Nigeria République centrafricaine Sénégal	WOOD et al, 1980 BIGGER, 1966 WOOD et al, 1980 WOOD et al, 1980 BIGGER, 1966 COWIE et al, 1989 WOOD et al, 1980 MITCHELL, 1972 COWIE et al, 1989 MATTHEWS & WHELLAN, 1974 BIGGER, 1966 BIGGER, 1966 SANDS, 1973 a REDDY & SAMMAIAH, 1988 WOOD et al, 1980 SANDS, 1973 a WOOD et al, 1980 RENOUX J. RENOUX J.
Mandarinier	Macrotermes subhyalinus	Sénégal	RENOUX J.
Manguier	Macrotermes subhyalinus Coptotermes intermedius	Sénégal Sénégal	RENOUX J. RENOUX J.
Manioc	Amitermes evuncifer Coptotermes paradoxus Coptotermes voeltzkowi termites ? Ancistrotermes spp. Microtermes spp. Odontotermes spp. Pseudacanthotermes spp. Ancistrotermes sp.	Afrique de l'Ouest Madagascar Afrique Ouganda Afrique de l'Ouest Afrique de l'Ouest Afrique de l'Ouest Afrique de l'Ouest République centrafricaine	SANDS, 1973 a PILLAI, KS, et al., 1983 " EPILA, J. S. O., RUYOOKA 1988 SANDS, 1962 SANDS, 1962 SANDS, 1962 SANDS, 1962 RENOUX J.
Millet	Macrotermes subhyalinus Odontotermes spp. Pseudacanthotermes militaris	Éthiopie Éthiopie Éthiopie	COWIE et al.,1989 COWIE et al., 1989 COWIE et al., 1989
Parkia biglobosa	Macrotermes subhyalinus	Sénégal	RENOUX J.
Pois d'Angole	Macrotermes subhyalinus	République centrafricaine	RENOUX J.
Sorgho	Ancistrotermes latinotus Macrotermes michaelseni Macrotermes sp. Microtermes sp. Odontotermes spp.	Malawi Malawi Éthiopie Malawi Malawi	LOGAN, 1992 LOGAN, 1992 COWIE et al., 1989 LOGAN, 1992 LOGAN, 1992
Riz	Macrotermes subhyalinus	Sénégal	RENOUX J.
Vigne	Coptotermes intermedius	Sénégal	RENOUX J.



Du fait de l'humidité constante entretenue par les termites eux-mêmes et du régime hydrique particulier des matériaux des grandes termitières, les cultures plantées à leur aplomb subissent avec un retard souvent important les effets de la saison sèche.

LES DÉGATS CAUSÉS AUX VÉGÉTAUX VIVANTS PAR LES TERMITES

De nombreuses observations récentes montrent qu'en Afrique intertropicale, en particulier en milieu sahélien, certains termites, essentiellement les champignonnistes, accroissent leurs attaques sur de multiples végétaux vivants (tableau 1).

Des faits, relevés à quelques années d'intervalle, sont troublants :

• République centrafricaine

En 1961, P. P. GRASSÉ observait : "C'est à plusieurs reprises que j'ai vu des pieds de manioc, porteurs de beaux tubercules, des cotonniers, etc, se développant sur les tumulus vivants de *Bellicositermes*¹ *subhyalinus* rex dans le sud de la République centrafricaine".

En 1991, trente ans après, dans la même région, nous avons pu observer des champs largement endommagés (canne à sucre, maïs), voire totalement détruits (gombo, manioc) dans la Ouaka, par cette même espèce.

• Sénégal

Dans son travail sur les isoptères de la presqu'île du Cap-Vert, J. ROY-NOEL (1972) signale la présence accidentelle de *Coptotermes intermedius* et celle de *Coptotermes sjostedti* encore plus rare. Il n'est pas fait mention dans son mémoire —qui date de vingt deux ans— de dégâts particulièrement importants dus aux termites sur les végétaux vivants.

À l'heure actuelle, 50 p. 100 des manguiers et des agrumes du Sénégal sont gravement atteints. durant les six premiers mois de 1994, pour la seule Casamance, les pertes se sont élevées à 9 000 tonnes de mangues, 2 000 tonnes d'oranges et 66 000 litres de jus de citron. Les observations des cultivateurs font remonter à dix ans l'apparition des ravages.

• Tchad

Dans l'exploitation de canne à sucre de Sar, les dégâts dus aux termites sont apparus il y a cinq ou six ans.

Aujourd'hui, le termite *Ancistrotermes guineensis* spolie environ 20 p. 100 de la production de canne.

Ainsi, depuis une dizaine d'années, les termites sont devenus les principaux ravageurs de récoltes dans de nombreuses régions sahéliennes d'Afrique et pourraient mettre en péril plusieurs types de cultures.

Dégâts

Racines, tiges et feuilles peuvent être consommés par ces insectes ; les dégâts prenant des formes différentes selon les espèces de termites en cause et suivant les plantes attaquées. Les placards terreux construits par *Macrotermes subhyalinus* sont abondants sur les manguiers, tandis que *Coptotermes intermedius* creuse et construit un nid secondaire en forme de feuilleté, à l'intérieur des branches d'agrumes.

Cultures vivrières

La plupart des cultures vivrières sont attaquées par les termites : arachide, gombo, igname, manioc, maïs, mil, patate douce, pois d'angole, riz, sorgho... Les invasions sur le manioc sont assez inattendues, en raison de la présence de dérivés cyanogénétiques (éliminés par rouissage pour la consommation par l'homme) considérés jusqu'ici comme répulsifs pour les termites. Dans des zones très atteintes, la totalité des récoltes peut être détruite.

La sécheresse favorise les attaques, mais d'autres facteurs, comme la négligence des précautions culturelles habituelles bien connues des anciens cultivateurs, peuvent intervenir : par exemple, la demande

To day, 50 per cent of mangos and citrus of Senegal are heavily attacked. During the first half of 1994, only in Casamance, the losses amounted to 9 000 tons of mangos, 2 000 tons of oranges and 66 000 litres of lime juice. Observations by farmers date the occurring of damages to ten years ago.

• Chad

In the Sahr sugar cane plantations damages due to termites occurred five to six years ago

To day the termite *Ancistrotermes guineensis* spoils about 20 per cent of the sugar cane production.

Thus termites became since ten or so years major pests in many sahelian regions of Africa and could endanger different types of crops.

Damages

Roots, stems and leaves are subject to attacks by termites. The damages take various shapes according to termite species and attacked plants. The earthy shields built by *Macrotermes subhyalinus* are abundant on mango trees, while *Coptotermes intermedius* digs and builds a secondary foliated nest inside the branches of citrus trees.

Food crops

Most food crops are attacked by termites : groundnuts, okra, yams, cassava, maize, millet, sweet potatoes, pigeon pea, rice, sorghum, ... Invasions on cassava are fairly surprising as the presence of cyanogenic derivatives (flushed out before consumption by man) was considered up to now as repellent for termites. In severely attacked areas the whole crops can be lost.

Drought favours the attacks but other factors such as neglected usual cropping practices well known to the elder farmers may play a role. For instance, the higher demand due to the increasing demography resulted in the cultivation of new cleared land as shows the photography herunder (Photo n°.6). The removal of all dead wood leaves the numerous *Macrotermes subhyalinus* of this parcell no other alternative than to feed on the crop.



Photo 6 : Terrain récemment défriché en vue d'une culture de mil. Les termitières sont restées en place et la matière végétale a été totalement retirée. À la levée du mil, les termites n'auront d'autre solution pour se nourrir que dévorer la récolte naissante (cliché, J. RENOUX).

Photo 6 : Ground recently cleared to cultivate millet. The termitaries remained on their place and the vegetal matter has completely been removed. After germination the termites will have no other alternatives for feeding than to devour the growing crop (Photo, J. Renoux).

Industrial crops

Among industrial crops cotton and vineyards suffer some damages in sahelian Africa, but sugar cane is the most badly affected.

Attacks on sugar cane (table 2)

Sugar cane is certainly the plant mostly aggressed by termites in the intertropical world, and Africa is no exception to that. The attacks start on cuttings less than 24 hours after plantation, most frequently by *Ancistrotermes* and *Microtermes* whose mobility in the soil is impressi-



accrue due à la croissance démographique a engendré la mise en culture de zones nouvellement défrichées, comme en témoigne la photographie ci-dessous (photo n° 6), ici l'enlèvement de tous les bois morts ne laisse guère aux nombreux *Macrotermes subhyalinus* de cette parcelle d'autre solution que de se nourrir de la récolte.

Cultures industrielles

Parmi les cultures industrielles, le cotonnier et la vigne subissent quelques dommages en Afrique sahélienne, mais c'est la canne à sucre qui souffre le plus.

Attaques de la canne à sucre (tableau 2)

La canne à sucre est certainement la plante la plus agressée par les termites dans le monde intertropical, et l'Afrique ne fait pas exception. Les attaques débutent sur les boutures moins de vingt-quatre heures après leur mise en terre, le plus souvent par *Ancistrotermes* et *Microtermes* dont la mobilité dans le sol est impressionnante. Les dégâts sur la jeune plantule sont plus rares ; les termites, partant des chambres à meules, arrivent jusqu'à la plante par des galeries souterraines, détruisent les racines et sectionnent la base de la tige au niveau du sol. Dans certaines régions, les tiges des cannes adultes et vivantes sont également mangées : en République centrafricaine par *Ancistrotermes periphraesis* et *Microtermes subhyalinus*², au Cameroun par *Macrotermes subhyalinus*³. Au Sénégal, même les feuilles sont consommées par *Trinervitermes trinervius*, phénomène inconnu auparavant (photo n° 7 et n° 8).

Exemple de la culture de canne à sucre au Tchad⁴

La population de termites dans les cultures de canne à sucre de la région de Sar témoigne d'une richesse spécifique nettement inférieure à celle des zones environnantes ; en revanche, l'espèce *Ancistrotermes guineensis* s'y est considérablement développée, jusqu'à atteindre une densité de 20 meules par souche de canne. Ce termite se nourrit essentiellement aux dépens de la partie racinaire, mais il est susceptible de consommer également des tiges vivantes adultes. Ces prélèvements entraînent une spoliation annuelle de 20 p. 100 du tonnage de canne (photo n° 9).

Ces populations sont particulièrement abondantes dans les anciennes repousses ; l'absence de travaux du sol pendant de nombreuses années entraîne une grande stabilité du milieu qui devient ainsi favorable à l'installation, puis au développement des colonies de termites. En revanche, les pivots inondés pendant une partie de l'année présentent toujours une très faible infestation, confirmant la répulsion des termites pour l'eau libre.

Contrairement à celle des populations de savane, la dynamique des meules est en relation avec le cycle cultural de la canne et non avec le cycle climatique. Toutefois, les facteurs climatiques peuvent également jouer un rôle — qu'il conviendrait de préciser — dans les fluctuations de population ; la pullulation de 1992 a fait suite à une période de relative sécheresse, alors que la diminution observée en 1994 a succédé à de très fortes pluies.

Plantations arbustives

La plupart des forêts domestiques africaines subissent les attaques des termites : acacia, anacarde, cacao, cassia, cocotier, citronnier, eucalyptus, goyavier, hévéa, mandarinier, manguier, oranger, palmier à huile... Dans la région du Bassin du Lac Tchad, quelques espèces importées souffrent particulièrement :

- *Albizzia lebbecke* (mimosacée), arbre ornemental, utilisé également comme bois d'œuvre ;
- *Azadirachta indica* (méliacée), le "neem", dont on extrait un insecticide, l'azadirachtine, à partir des feuilles ;
- *Citrus* spp. (aurantiacée), dont les différentes espèces, importées ou locales, sont fortement attaquées ;
- *Cordyla pinnata* (légumineuse), dont les fruits sont consommés sous forme de "couscous" ;
- *Eucalyptus* spp. (myrtacée), les différentes espèces de la région sont attaquées, avec une préférence pour *Eucalyptus camaldulensis* ;
- *Leucaena leucocephala* (mimosacée), fortement appétent pour

ve. Damages to the young plant are more seldom : the termites, leaving the mould chambers, reach the plant via subterranean galleries, destroy the roots and sever the stem at their base on ground level. In some regions the stems of adult sugar cane are also eaten : in Central African Republic by *Ancistrotermes periphraesis* and *Microtermes subhyalinus*², in Cameroon by *Macrotermes subhyalinus*³. In Senegal, even the leaves are eaten by *Trinervitermes trinervius*, a phenomenon previously unknown (Photos n°.7 and n°.8).

Exemple of the sugar cane cultivation in Chad⁴

The termite population in the sugar cane fields of the Sar region shows a species range significantly more restricted than in neighbouring areas ; *Ancistrotermes guineensis*, however, has considerably expanded there to reach a density of up to 20 moulds per stock of cane. This termite feeds mainly on the root system, but may also consume living adult stems. Withdrawals result in a despoilment of 20 per cent of cane tonnage.

These populations are particularly large in old regrowths where the absence of tilling during several years provides a high stability to the soil environment becoming thus favorable for the installation and development of termite colonies. Taproots flooded part of the year, however, suffer only of a low infestation confirming the aversion of termites for free-laying water.

Tableau 2 :Termites ravageurs de la canne à sucre en Afrique
Table 2 : Termite pests of sugar cane in Africa

FAMILLE, GENRE, ESPÈCE	LOCALISATION	AUTEUR
Rhinotermitidae		
<i>Trinervitermes trinervius</i>	Sénégal	RENOUX J.
Termitidae		
<i>Amitermes evuncifer</i> <i>Amitermes evuncifer</i> <i>Amitermes</i> sp. <i>Ancistrotermes guineensis</i> <i>Ancistrotermes periphraesis</i> <i>Microcerotermes</i> sp. <i>Trinervitermes trinervius</i>	Afrique de l'Ouest Rép.centrafricaine Nigeria Tchad Centrafrique Sénégal Sénégal	SANDS W. A.,1960 RENOUX J. COLLINS N. M., 1984 ROULAND C., 1993 MORA PH. 1993 MAMPOUYA D. com. pers. RENOUX J.
Macrotermitinae		
<i>Ancistrotermes guineensis</i> <i>Ancistrotermes periphraesis</i> <i>Ancistrotermes</i> sp. <i>Macrotermes bellicosus</i> <i>Macrotermes subhyalinus</i> <i>Macrotermes subhyalinus</i> <i>Macrotermes subhyalinus</i> <i>Microtermes</i> sp. <i>Microtermes subhyalinus</i> <i>Odontotermes badius</i> <i>Odontotermes classicus</i> <i>Odontotermes smeathmani</i> <i>Odontotermes</i> sp. <i>Pseudacanthotermes militaris</i>	Tchad Rép.centrafricaine Nigeria Nigeria Nigeria Cameroun Rép.centrafricaine Nigeria Rép.centrafricaine Afrique du Sud Somalie Nigeria Sénégal Kenya	ROULAND, C., 1993 MORA PH., 1993 SANDS W. A., 1960 SANDS W. A., 1960 COLLINS N. M., 1984 RENOUX J. RENOUX J. COLLINS N. M., 1984 MORA PH., 1993 FULLER C., 1912 HARRIS W. V., 1961 COLLINS N. M., 1984 RENOUX J. HARRIS W. V., 196



Photo 7 : Canne à sucre ; attaque des feuilles en plein jour par *Trinervitermes trinervius*. Cette espèce ne construit ni galeries ni placards de récolte (cliché, J. RENOUX).
Photo 7 : Sugar cane : diurnal attacks on leaves by *Trinervitermes trinervius*. This species constructs wether galleries, nor plasters for harvesting (Photo, J. RENOUX).



Photo 8 : Canne à sucre ; détail d'une feuille de canne à sucre attaquée par *Trinervitermes trinervius* (cliché, J. RENOUX).
Photo 8 : Sugar cane : detail of a leave attacked by *Trinervitermes trinervius* (Photo, J. RENOUX).

¹ - A l'époque, *Macrotermes subhyalinus* rex s'appelait *Bellicositermes subhyalinus* rex .
¹ *Macrotermes subhyalinus* rex was formerly called *Bellicositermes subhyalinus* rex



- les termites, en particulier pour le genre *Odontotermes* ;
- *Mangifera indica* (anacardiacee), qui représente une source de revenus importante pour l’Afrique sahélienne ;
 - *Parkia biglobosa* (légumineuse), dont les fruits sont commercialisés sur les marchés.

Dans certains cas, les termites du genre *Odontotermes* et *Ancistrotermes* construisent une couverture, souvent spectaculaire, de placards argileux et de larges galeries confluentes sur les troncs et les branches d’arbres vivants. Ils étaient généralement tenus jusqu’ici comme uniquement responsables de la dégradation de l’écorce et de la consommation des tissus morts, mais non pas de la mort de l’arbre. Les blessures, cicatrices et branches cassées, zones particulièrement sujettes aux agressions fongiques, étaient attaquées par les termites qui pouvaient accidentellement détruire l’aubier et le cœur de l’arbre.

Certains arbres comme *Eucalyptus* spp. étaient attaqués depuis longtemps, mais l’intensification des agressions provoquant jusqu’à 50 p. 100 de mortalité chez les manguiers et les agrumes en Afrique subsaharienne et tropicale sèche est toute récente. En Guinée, dans un climat plus humide, ce sont les hévéas qui sont victimes d’*Ancistrotermes guineensis*, phénomène tout à fait nouveau.

Attaque des manguiers

Dans toute la ceinture intertropicale, les manguiers (*Mangifera indica*, famille des térébinthacées ou anacardiacees) constituent une des cibles favorites des termites. En Afrique, depuis leur importation de l’Inde ou de l’Amérique du Sud, les dégâts étaient jusqu’ici sans signification économique. On constate aujourd’hui une forte recrudescence des ravages, tant sur les jeunes individus que sur les arbres adultes. L’estimation des pertes sur la production de mangues en Casamance pour 1994 s’élève à 18 000 tonnes².

L’attaque des jeunes arbres

Les jeunes manguiers sont plantés au début de la saison des pluies. En cas de déficit hydrique (retard dans les précipitations ou irrigation déficiente), différentes espèces de Termites des genres *Ancistrotermes*, *Coptotermes*, *Macrotermes* ou *Microtermes*, endommagent gravement les jeunes pousses. L’attaque se produit soit au niveau de la racine principale, à quelques centimètres en dessous de la surface du sol (écorçage annulaire), soit au niveau des racines secondaires qui se dessèchent, soit encore à l’assise pilifère qui disparaît, privant d’eau des jeunes arbres déjà en état de stress hydrique. Cette agression peut aussi se produire sur les plants de l’année précédente (photos n° 10 et 11).

L’attaque du collet, phénomène bien connu chez les eucalyptus, peut être également le fait de *Macrotermes subhyalinus* sur les jeunes manguiers, pendant la saison sèche. Le ceinturage qui en résulte augmente avec le temps et la pousse meurt. Les termites se nourrissent également de l’écorce d’arbres plus âgés. Si ces attaques ne provoquent pas directement la mort de l’arbre, elles entravent néanmoins considérablement la circulation de la sève.

L’attaque des arbres adultes

L’attaque des arbres adultes provoque une maladie dite “dépérissement du manguiier”. Apparue il y a quatre ans au Sénégal, elle se répand en Afrique intertropicale et s’amplifie. Les grosses racines sont entièrement détruites par les termites (*Macrotermes subhyalinus* et *Coptotermes intermedius*) qui construisent leurs nids en forme de manchon autour de quelques racines principales, entraînant à terme la mort de l’arbre attaqué.

Rien actuellement ne permet d’affirmer que ce dépérissement est dû à une action primaire des termites, mais il est certain qu’ils interviennent dans le processus morbide.

Si la description des nids de *Coptotermes* dans la littérature correspond bien à ce que nous avons pu observer généralement dans la région, il n’est pas exclu, d’après des observations effectuées au Sénégal, que dans certains cas, les nids entourent les grosses racines des manguiers ou des anacardiars (comme celui de *Macrotermes bellicosus*, photo n° 12, 13 et 14), compte tenu de l’évolution de l’écosystème. Cette localisation expliquerait les atteintes récentes de manguiers adultes.

Seule une bonne connaissance du comportement de cette espèce permettra de cibler une lutte, de quelque nature qu’elle soit.



Photo 9 : **Canne à sucre** ; nombreuses meules d’*Ancistrotermes guineensis* dispersées dans la sphère racinaire (cliché, C. ROULAND-LEFEVRE, Tchad).
Photo 9 : **Sugar cane** : numerous moulds of *Ancistrotermes guineensis* spread in the root area (Photo, C. ROULAND-LEFEVRE, Chad).

Unlike in the savanna populations, the dynamic of moulds is related to the cropping cycle of the sugar cane and not to the climatic cycle. Climatic factors, however, can also play a role in the populations fluctuations, a role which would need to be precised. The proliferation of 1992 followed a period of relative drought, whereas the diminution observed in 1994 came after heavy rains.

Tree plantations

Most of african tree plantations suffer from termite attacks : accacia, cashew, cassia, coconut palms, eucalyptus, guava, rubber trees, tangerine, orange and lemon-trees, oil palms, ...In the Lake Chad Basin, some imported species are more particularly infested :

- *Albizia lebbecke* (Mimosaceae), an ornamental tree also used for timber.
- *Azadirachta indica* (Meleaceae), the “neem” producing azadirachtine, an insecticide extracted from the leaves.
- *Citrus* spp. (Aurantiaceae), whose various local or imported species are heavily attacked.
- *Cordyla pinnata* (Legume), whose fruits are eaten as “cous-cous”.
- *Eucalyptus* spp. (Myrtaceae), the different species of the area are attacked, but *Eucalyptus camaldulensis* is the most affected
- *Leucaena leucocephala* (Mimosaceae) highly appetent to termites, especially for the genus *Odontotermes*.
- *Mangifera indica* (Anacardiaceae) which is a considerable source of income in the Sahel.
- *Parkia biglobosa* (Leguminosae), whose fruits are sold on local markets.

In certain cases the genus *Odontotermes* and *Ancistrotermes* build an often spectacular cover of clay shields and convergent galleries on the trunk and branches of live trees. They were taken up to now for responsables of degradations on the bark and consumption of dead wood, but not for the death of the tree. Wounds, scars and broken branches particularly affected by fungi, were attacked by termites capable of destroying accidentally the alburnum or even the heart of the tree.

Certain trees like *Eucalyptus* spp. were since long attacked, but the intensifying aggressions on mango and citrus trees resulting in mortali-

² - PH. MORA ; laboratoire ÉBÉNA ; thèse d’Université (Université Paris XII) ; 1993.

² Mora, Ph; Laboratoire Ébéna; thèse d’Université (Université Paris XII); 1993

³ - Attention, il existe bien *Macrotermes subhyalinus* et *Microtermes subhyalinus*.

³ Note that both *Macrotermes subhyalinus* and *Microtermes subhyalinus* exist



Attaque des agrumes

Les vergers d'agrumes sont généralement composés de plusieurs espèces de Citrus : citronniers, mandariniers, orangers, pamplemoussiers. L'attaque se fait indifféremment sur ces différentes espèces, essentiellement pendant la saison sèche. Au moment de l'observation (début de la saison des pluies), 90 p. 100 des arbres présentaient des branches mortes avec des cavités remplies de terre et de carton maçonné, au niveau desquelles *Coptotermes intermedius* s'alimente (photo n° 15 et 16). Les pertes peuvent être considérables. A titre d'exemple, la perte, chiffrée en Casamance, a représenté 130 000 litres de jus de citron pour 1994. Les nids de cette espèce sont souvent localisés au niveau des racines de l'arbre attaqué (photo 17).

Remarques

La sensibilité à l'agressivité des termites peut être consécutive à des facteurs extrinsèques prédisposants, tels que la sécheresse, les dégâts dus aux champignons (pourridiés), aux feux de brousse qui lèsent l'écorce (palmiers rôniers par exemple). Mais, à l'inverse, les termites causent des blessures qui favorisent l'attaque par d'autres ravageurs ou ouvrent la porte à diverses maladies. En Afrique sahélienne en particulier, le champignon *Citrophthora phytophthora* provoque de nombreuses gommoses.

En Casamance, région particulièrement étudiée, l'association "arbre-termitière", est évidente. Ce phénomène est bien connu pour les nids des *Coptotermes* australiens. La relation est particulièrement étroite ici, entre des nids de *Macrotermes subhyalinus* (qui peuvent abriter des nids de *Coptotermes intermedius*) et différentes espèces d'arbres, naturels ou plantés. Dans les cultures aux environs de Ziguinchor, sur 100 dômes de *Macrotermes subhyalinus* observés, 80 étaient en contact avec un arbre (manguier, citronnier, *Parkia biglobosa*...). Une hypothèse peut être émise : lors des essaimages, les couples creusent leurs copulariums au hasard de leur rencontre, mais seuls subsistent ceux qui trouvent par la suite une humidité adéquate, ce que leur offre la proximité des racines, microclimat qui bénéficie également du couvert de l'arbre. Il semble évident ici plus qu'ailleurs que les attaques des termites sont en relation avec le cycle de l'eau.⁶

Sans attaquer directement les cultures, certaines espèces de termites peuvent induire des nuisances dans les agrosystèmes par la seule présence de leurs nids. Dans les cultures comme la canne à sucre, au Cameroun, Congo, Gabon, Zaïre..., les termitières elles-mêmes peuvent induire une gêne. Profitant des nouvelles conditions créées par cet écosystème anthropique, *Pseudacanthotermes spiniger* envahit progressivement le sous-sol, et ses dômes d'essaimages extrêmement durs mesurent jusqu'à 1,50 mètre de haut sur 1 mètre de diamètre à la base. Leur densité, qui peut atteindre 100 unités à l'hectare, empêche la mécanisation de la culture.

MÉTHODES DE LUTTE

Méthodes de lutte non chimiques

Actuellement, parmi les procédés de lutte non chimiques, les méthodes culturales adaptées : plants à cycles courts, récoltes précoces, labours en profondeur... sont de très loin les plus efficaces, mais la dilution du savoir traditionnel, jointe à l'accroissement de la demande entraînent la mise en culture de zones à risques et de variétés à grand rendement souvent plus sensibles aux ravageurs locaux.

Certaines plantes de couverture comme le *Pueraria* semblent répulsives : après une jachère couverte par cette légumineuse, aucun termite ne subsiste. Toutefois, si les individus des grosses termitières de *Macrotermes subhyalinus* sont affamés, ils peuvent envoyer des colonnes de récolte à une centaine de mètres pour consommer d'autres cultures. Nous avons pu observer ce comportement dans une plantation de canne à sucre du Cameroun où ce termite consommait les cannes sur les parcelles jouxtant la jachère.

Dans l'état actuel des connaissances, la lutte chimique reste encore pour quelques années le recours essentiel en traitement préventif et curatif, mais là encore des hypothèses subsistent.

ties up to 50 per cent in sub-sahelian and dry tropical Africa is very recent. Under a more humid climate, the rubber trees fall now victims of attacks through *Ancistrotermes guineensis*, a very new phenomenon in Guinea.

Attacks on mango trees

The mango trees (*Mangifera indica*, of the Terebinthaceae or Anacardiaceae family) are a favoured target of termites in the intertropical belt. Since their import from India or South America, the damages in Africa were economically insignificant. Today there is an upsurge of damages on young as well as on adult trees. Estimated losses on mango production in Casamance in 1994 reach 18 000 tons⁵.

Attack on young trees

Mango saplings are planted at the beginning of the rain season. If the water supply is insufficient (delayed rains or poor irrigation) the young shoots are badly damaged by different termite species of the genus *Ancistrotermes*, *Coptotermes*, *Macrotermes* or *Microtermes*. The attack occurs either through ringbarking of the main root a few centimeters below the soil surface, or at the level of the secondary roots which dry out, or on the piliferous stratum thus depriving of water young plants already suffering from an hydric stress. Such an aggression can also occur on plants from the previous year (Photos n° 10 and 11).



Photo 10 : **Manguier** ; racine principale d'un jeune manguier âgé de quelques semaines, attaquée par *Ancistrotermes* sp. (cliché, J. RENOUX).
Photo 10 : **Mango tree** : main root of a young mango tree aged a few weeks and attacked by *Ancistrotermes* spp. (Photo, J. Renoux).



Photo 11 : **Manguier** ; des milliers d'ouvriers détruisent en quelques jours racines et radicelles d'un jeune manguier en état de stress hydrique (cliché, J. RENOUX).
Photo 11 : **Mango tree** : thousands of workers destroy in a few days roots and rootlets of a young mango tree under hydric stress (Photo, J. RENOUX).

Well known on eucalyptus, attacks on the neck of young mango trees can also be the fact of *Macrotermes subhyalinus* during the dry season. The resulting ringbarking increases with time and the shoot dies. Termites also feed on the bark of older trees. Even not directly inducing the death of the tree, these attacks, nevertheless, considerably restrict the circulation of sap.

Damage on adult trees

The attack on adult trees induces a sickness known as "mango withering". Appeared some four years ago in Senegal, it spreads out in intertropical Africa and expands. Termites (*Macrotermes subhyalinus* and *Coptotermes intermedius*) build their muff-shaped nests around some main roots which are completely destroyed and the tree finally dies.

There is currently no evidence that this withering is a primary action of the termites, but it is certain that they contribute to the morbidity process.

Our general observations in the region do correspond to the description of *Coptotermes* nests in the literature. But, according to observations made in Senegal, this does not exclude the possibility, in particular cases and as a result of the ecosystem evolution, that the nests surround big roots on mango or cashew trees (like in *Macrotermes bellicosus*, photos n° 12,13 and 14). This localization would explain the recent attacks on adult mango trees.

⁴ - C. ROULAND ; laboratoire ÉBÉNA (écophysiologie des invertébrés) ; comm. pers.

⁴ Rouland, G.; Laboratoire Ébena (écophysiologie des invertébrés); pers.comm.

⁵ - Seule donnée chiffrée en notre possession pour les manguiers.

⁵ The only firm data available for damage to mangoes



Photo 12 : **Manguier** ; aux environs de Niamey, ce verger comptait une centaine d'arbres il y a dix ans, une dizaine seulement subsiste aujourd'hui, dont la moitié est attaquée par *Macrotermes subhyalinus* (cliché, J. RENOUX).
Photo 12 : **Mango tree** : nearby Niamey this orchard had a hundred or so trees ten years ago, only ten or so subsist today, half of them attacked by *Macrotermes subhyalinus* (Photo, J. RENOUX) .



Photo 14 : Détail d'une racine attaquée par *Macrotermes subhyalinus* (clichés, J. RENOUX).
Photo 14 : Detail of a root attacked by *Macrotermes subhyalinus* (Photo, J. Renoux).



Photo 13 : Ce Manguier rescapé du verger, porte une branche morte; Les racines mises à nu du même côté présentent des signes d'attaque par *Macrotermes subhyalinus* (cliché, J. RENOUX).
Photo 13 : This surviving mango tree bears a dry branch. The roots laid bare on the same side show symptoms of attacks by *Macrotermes subhyalinus* (Photo, J. RENOUX) .

Méthodes de lutte chimiques

Depuis l'interdiction d'emploi des organochlorés et les restrictions imposées dans l'utilisation des organophosphorés, l'arsenal des produits efficaces dans une lutte chimique contre les termites est extrêmement restreint. Si les cultivateurs pratiquent des méthodes d'application empiriques, quelquefois judicieuses car issues d'une bonne connaissance de la biologie de ces ravageurs (ceinturage des arbres malades par un tissu imbibé avec un insecticide trouvé sur le marché) (photo n° 18), ils utilisent souvent des produits d'une efficacité relative contre les termites (huile de vidange) mais hautement toxiques pour l'environnement.

S'agissant des forêts domestiques, un trempage, sur le site de la pépinière, des jeunes pousses regroupées en conteneur dans une formule liquide d'un des insecticides efficaces, est une méthode simple qui procure aux pousses d'*Eucalyptus* une protection, sûre pendant deux ans. Une application additionnelle d'insecticide sur le tuteur avant mise en terre de la jeune pousse n'offre pas de protection supplémentaire. Bien que des dosages faibles (0,03 g.m.a d'aldrine) se soient avérés efficaces, on recommandait des doses plus fortes (0,12 g.m.a.) pour un trempage groupé à grande échelle. L'application d'un insecticide sur les pousses en conteneur est facile et sa limitation au site de la pépinière évite également une contamination éventuelle de l'environnement, ce qui n'est pas le cas dans certaines cultures agricoles où il est nécessaire de pratiquer un traitement général du site de plantation.

Ce traitement à la plantation est une protection fréquemment utilisée dans de nombreuses régions du fait de son efficacité et de sa rémanence d'action. Une solution aqueuse de dieldrine était pulvérisée dans le trou de plantation, des opérations de rappel pouvant être effectuées si nécessaire autour du jeune arbre. D'autres auteurs recommandaient d'utiliser le produit de préférence par saupoudrage dans le trou de plantation et incorporation de poudre à la terre de remplissage. Cette méthode, efficace avec la dieldrine, avait perdu de son intérêt avec l'interdiction d'emploi de celle-ci ; elle est reprise actuellement avec de nouveaux produits (cf. ci-dessous).

Une formulation de carbosulfan a été utilisée au Zimbabwe, dans des expérimentations au champ, comme remplacement possible de l'aldrine. D'autres substances sont également essayées, le lindane en particulier, mais la protection qu'elles apportent ne semble pas suffisante. Au Tchad, le dursban, utilisé contre les termites ravageurs de cultures, a dû être abandonné.

Toutefois, des formules à dégagement contrôlé ont été testées avec succès contre un certain nombre de nuisibles des forêts attaquant les

Only a sound knowledge of the behaviour of that species will end in a targeted control, whatever nature it may be.

Attack on citrus trees

Citrus orchards usually comprise several species including lemons, tangerines, oranges, grapefruits. Attacks occur indifferently on all of them, mainly during the dry season. At the time of the observation (beginning of rain season), 90 per cent of the trees showed dead branches with cavities filled with earth and cardboard like masonry where *Coptotermes intermedius* feeds (Photos n° 15 and 16). Losses can be considerable. As an example, losses assessed in Casamance in 1994 amounted to 130 000 liters of lemon juice. The nests of this species are often located on the roots of attacked trees (Photo n° 17).

Remarks :

Susceptibility to the aggressivity of termites may be consecutive to external predisposing factors like drought, damages due to fungi (mouldness), bushfire injuring the bark (rhun palms, for instance). But termites, on the other hand, induce wounds favouring other predators or opening doors to various diseases. *Citrophora phytophthora* is responsible in sahelian Africa for many gummosis.

In Casamance, a more particularly studied region, the association tree-termitary is evident. This phenomenon is well known for the nests of the australian *Coptotermes*. Here the relation is particularly close between nests of *Macrotermes subhyalinus* (also able to host nests of *Coptotermes intermedius*) and different kinds of naturally grown or planted trees. In plantations around Ziguinchor, 80 of 100 observed *Macrotermes subhyalinus* nests were in contact with a tree (mango or lemon tree, *Parkia biglobosa*,...). One hypothesis may be proposed: during swarming, copularia are dug aimlessly as couples meet and only persist those benefiting from adequate humidity provided by the vicinity of roots, a microclimate favoured by the tree shade. The relation between termites attacks and the cycle of water seems evident here more than elsewhere⁶.

With no direct injuries to crops, certain termite species can still constitute a nuisance to the agrosystem through the only presence of their nests. In crops like sugar cane in Cameroon, Congo, Gabon, Zaïre, the termitaries themselves are a nuisance. Benefiting of the new conditions created by this anthropic ecosystem, *Pseudacanthotermes spiniger* invades progressively the underground and its extremely resistant swarming domes measure up to 1,50 m in height and 1,0 meter diameter at

⁶ - Il n'est pas exclu que la remontée de la nappe salée due à la période de sécheresse, mouvement connu au Sénégal pour avoir modifié les paramètres culturaux de certaines régions, ait eu également une incidence sur le comportement de nidification des termites.
⁶ It is possible that the rise in the saline water table in droughts, a fact known to have affected crop parameters in some regions in Senegal, also has an effect on the nesting behaviour of termites



Photo 15 : **Citronnier** ; attaqué par trois espèces de termites : *Macrotermes subhyalinus*, *Coptotermes intermedius* et *Odontotermes* sp. (cliché, J. RENOUX).
Photo 15 : **Lemon tree** : attacked by three termite species : *Macrotermes subhyalinus*, *Coptotermes intermedius* and *Odontotermes* ssp. (Photo, J. RENOUX).

Eucalyptus, termites compris. Le suscon par exemple, Chlorpyrifos® en granules, utilisé à une dose 100 grammes par kilo semblerait aussi efficace que l'aldrine contre les termites dans les plantations d'*Eucalyptus* au Brésil. L'efficacité relative du fensulfothion (Dasanit®) a surtout été testée sur des des *Eucalyptus* ; elle nécessite une étude plus approfondie pour être confirmée.

Bien que de nombreux autres insecticides appartenant à la famille des organophosphorés aient été utilisés contre les termites, la plupart d'entre eux n'ont pas donné de résultats probants.

Actuellement, la méthode de traitement dans le trou de plantation est



Photo 18 : **Traitement** ; tronc de manguiier entouré d'un chiffon imbibé d'un produit trouvé sur le marché local, endosulfan ou chlorpyrifos dans le meilleur des cas mais aussi, par divers mélanges artisanaux allant des dérivés mercuriels à l'huile de vidange en passant par les organochlorés selon la possibilité (cliché, J. RENOUX).
Photo 18 : **Treatment** : trunk of a mango tree ringed by a cloth impregnated with products found on the local market, endosulfan or chlorpyrifos in the best case, but also various handmade mixtures ranging from mercuric derivatives to old engine oil and organochlorics, as available (Photo, J. RENOUX).

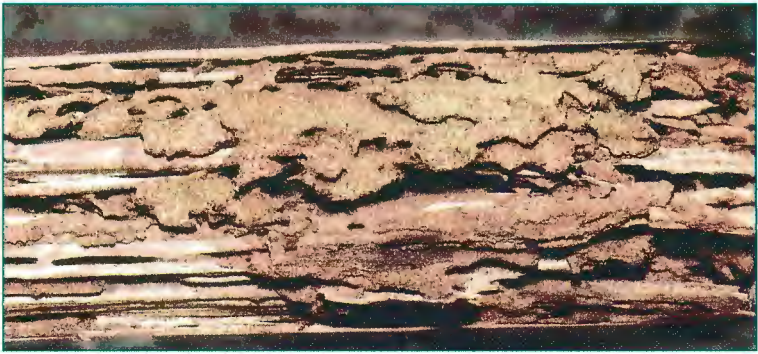


Photo 16 : **Citronnier** ; branche attaquée par *Coptotermes intermedius* (cliché, J. RENOUX).
Photo 16 : **Lemon tree** : branch attacked by *Coptotermes intermedius* (Photo, J. RENOUX).



Photo 17 : **Citronnier** ; détail d'un nid de *Coptotermes intermedius* dans une racine (cliché, J. RENOUX).
Photo 17 : **Lemon tree** : detail of a *Coptotermes intermedius* nest inside a root (Photo, J. RENOUX).

their base. With a density of up to 100 per hectare they prevent a mechanized cultivation.

METHODS OF CONTROL

Non-chemical control

To day appropriate cultural techniques such as short cycled crops, early harvesting and deep ploughing are by far the most effective. But the fading away of traditional knowledge combined with an increased demand result in the cultivation of risky areas and high yielding varieties more susceptible to local pests.

Certain cover plants like *Pueraria* appear to be repellent : after a fallow cultivated with this plant, no termite subsists. However, if individuals of large *Macrotermes subhyalinus* termitaries come to starve, harvest columns can be sent at a hundred or so meters to consume other crops. Such a behaviour could be observed in a sugar cane plantation in Cameroon where this termite feeded on the canes of plots adjoining the fallow.

Under the current state of knowledge chemical control will remain for a couple of years the main way of preventive and curative treatments, but here too many hypotheses remain open.

Chemical controls

Since organochlorines have been banned and the use of organophosphorus compounds restricted, the range of efficient products to chemically control termites is very limited. If farmers on one side use sometimes judicious empirical methods derived from a good knowledge of the biology of these predators (ringing trees with a clothe impregnated with chemicals bought on the market - Photo n° 18), they sometimes also apply substances with a limited effect on termites (old engine oil) but highly toxic to the environment.

For afforestation, soaking saplings grouped in containers in an efficient insecticide solution while in nursery constitutes an easy method providing *Eucalyptus* shoots a safe protection for two years. An additional



reprise au Sénégal avec du Filpronil^{®7}, pour être testée lors de la plantation des jeunes manguiers. Ce nouveau produit, encore en cours d’essais, devrait apporter une solution si l’on en juge par les premiers résultats obtenus au Zimbabwe contre les termites ravageurs de la canne à sucre. Même à faible dose, la protection est équivalente à celle de la dieldrine, pour un meilleur respect de l’environnement.

L’extermination complète d’une colonie a souvent été tentée par la destruction des termitières épigées au moyen d’insecticides. Cette destruction s’effectue généralement par fumigation ou en pratiquant quelques trous dans la termitière pour y verser la quantité ad hoc d’une solution insecticide (un arrosage abondant avec une solution contenant 300 g d’actidrine dans 100 l d’eau a été recommandé). Toutefois, la seule destruction des termitières épigées est insuffisante, car un certain nombre de termites hypogés (*Ancistrotermes* et *Microtermes* par exemple) peuvent également attaquer et tuer les jeunes pousses. Par ailleurs, utilisée sans discernement sur des nids ouverts comme ceux de *Pseudacantotermes spiniger*, espèce susceptible de produire facilement des néoténiques secondaires, cette pratique a provoqué une multiplication des dômes épigés, accroissant la nuisance.

La destruction des termitières qui, appliquée avec discernement, s’est montrée réellement efficace pourrait être reprise et adaptée à de nouveaux produits, dont l’effet de choc est important ; effet de choc qui a été spectaculaire dans le traitement des nids de *Crématogaster* en Guinée par du Fipronil[®]. Des fumigations de termitières épigées dont l’habitable est fermé par une idiothèque devraient être efficaces.

Par ailleurs, il semble que l’on ait pu trouver un remède contre l’invasion de certains termites champignonnistes, fuyant devant les insecticides. Ainsi, profitant de leur particularité métabolique qui fait intervenir un champignon symbiotique, des fongicides ont été testés avec des résultats encourageants. Le cuprosan est utilisé avec succès contre *Macrotermes subhyalinus* et l’Erpacide^{®8} a prouvé ses effets positifs dans la lutte contre *Ancistrotermes guineensis* dans les plantations de canne à sucre du Tchad (Sar).

Compte tenu du mode de culture paysanne de type parcellaire prépondérant en Afrique, le conditionnement d’un produit — quel qu’il soit — doit être étudié pour répondre à ce type de culture et être accessible aux coopératives, voire même aux paysans et planteurs individuels. Par exemple, la mèche imbibée d’un insecticide au mercure fabriqué localement et vendu en doses “individuelles” pourrait être utilisée avec des produits modernes, tout comme le badigeonnage du pied des arbres avec une terre argileuse imprégnée de produit insecticide.

S’il est hautement souhaitable de poursuivre les essais pour trouver de nouvelles molécules chimiques, leur emploi doit être précédé de méthodes préventives de lutte, de méthodes culturales ad hoc et de mesures d’accompagnement du type plantes-pièges ou appâts. L’utilisation moderne des pesticides doit intervenir comme composante d’une lutte intégrée bien comprise.

UTILISATIONS PAR L’HOMME

Les termitières

Les agriculteurs utilisent l’aspect visuel et tactile des matériaux des termitières comme indicateurs de la composition du sous-sol pour orienter le choix des cultures ; souvent la terre de termitière est même utilisée comme fertilisant.

L’incorporation par les termites de salive à l’argile très fine de la termitière entraîne une absence de retrait au séchage, une grande dureté et une résistance aux intempéries, en particulier à la pluie, qualités mises à profit pour crépir les murs des habitations. Au Burkina Faso par exemple, les premières rangées de parpaings des murs des cases sont constitués de blocs de termitières, (*Cubitermes*, *Macrotermes*), résistant très bien aux projections de gouttelettes d’eau rejaillissant du sol lors des pluies. Les routes sont souvent rechargées avec des blocs de termitières de *Cubitermes*.

Dans certaines régions, l’argile issue des nids de *Macrotermes* sert à la fabrication des poteries et de la céramique. Enfin, les grandes termitières elles-mêmes peuvent être utilisées comme

application of insecticide on the stake before planting out does not provide any better protection. Although low dosages (0.03g a.m. aldrine) revealed efficient, higher dosages (0.12 g a.m.) were recommended for grouped soaking on a larger scale. Treating young shoots with insecticide while in containers on the site of the nursery is easy and avoids a possible contamination of the environment. This is not the case for certain crops which need a general treatment of the cultivated area.

The following treatment at planting time is a protection frequently used in many regions because of its effectiveness and its remanence. An aqueous solution of dieldrine was sprayed in the planting hole, and booster operations around the young tree made as necessary. Other authors recommend to sprinkle the planting hole and to incorporate powder into the filling earth. This method efficient with dieldrin had lost its interest after it was banned. It is presently taken over again with new products (see hereunder).

A carbosulfan formula has been used in Zimbabwe in field trials as a possible replacement of aldrin. Other substances like lindan, are also tested, but the protection brought upon remains insufficient. The use of dursban in Chad against crop predating termites had to be abandoned.

Nevertheless, formulas with a controlled release have been successfully tested against a few numbers of forest predators attacking *Eucalyptus*, including termites. Suscon, for instance, a granulated Chlorpyrifos[®] used in Brazil at 100 g per kilogramme shows an efficiency equivalent to aldrine against termites in *Eucalyptus* plantations. The relative efficiency of fensulfothion (Dasanit[®]) was mainly tested on *Eucalyptus*, but still needs a thorough study to be confirmed.

Most other insecticides of the organophosphorus family tested against termites have given no convincing results.

The method of treating the planting hole is currently taken over again with Filpronil[®] in Senegal to be tested in the planting of mango saplings. Still under trial this new product should bring a solution as far as one can judge from the first results obtained in Zimbabwe against termites predating sugar cane. Even at a low dosage the protection is equivalent to that of dieldrin, but with a better respect of the environment.

The destruction of the overground termitaries by the mean of insecticides has often been the attempt to completely eradicate a colony. Fumigation is generally used or digging holes in the termitary to pour in the suitable quantity of an insecticide solution (an abundant application of a solution containing 300 g of actidrine per 100 l has been recommended). The destruction of the visible termitaries, however, remains insufficient as a certain number of underground nests (*Ancistrotermes* and *Microtermes*, for instance) can also attack and destroy the shoots. Further, used without a proper judgment on open nests like the ones of *Pseudacantotermes spiniger* able to produce easily secondary neoténics, this method resulted in the multiplication of overground domes increasing the nuisance.

The destruction of termitaries which has proved efficient when properly applied, could be taken over again and applied to new products with a strong striking effect; a shock effect spectacular in the treatment of *Crematogaster* with Fipronil[®] in Guinea. On epigate termitaries with an habitacle closed by an idiotec fumigations should be effective.

Further, a remedy has apparently been found against the invasion by certain fungus farmers running away from insecticides. Fungicides have been tested with encouraging results, thus taking advantage of a peculiarity of their metabolism which needs the intervention of a symbiotic fungus. Cuprosan is successfully used againsts *Macrotermes subhyalinus* and Erpacide^{®6} has shown positive effects in Chad for the control of *Ancistrotermes guineensis* in sugar cane plantations (Sar).

Considering the plotted agricultural land in Africa, the packaging of a product — whatever it may be — should correspond to this type of farming and be accessible to cooperatives or even to individual farmers or planters. For instance, the cord impregnated with a mercuric insecticide locally produced and sold in individual doses, could be used with modern products, as well as the smearing of the foot of trees with an insecticide impregnated clayey soil.

Although to carry on with trials to find new chemical molecules is highly desirable, preventive methods, adapted tilling methods and accompanying measures like trap-plants or baits should precede their application. The modern utilization of pesticides should intervene as a component of a well understood integrated control.

⁷ - Le Fipronil[®], a été mis au point par Rhône-Poulenc secteur agro. Premier commercialisé d’une nouvelle famille d’insecticides, les phényl-pyrazoles, il agit comme inhibiteur de la transmission au niveau du système gaba.

⁷ Fipronil, developed by Rhône-Poulenc, is the first marketed product of a new family of insecticides the phenyl-pyrazoles which act by inhibiting transmission at the level of the gaba system

⁸ - Ce fongicide, l’Erpacide[®] 450 T, a été récemment mis au point par la société ERPAC, en liaison avec le laboratoire ÉBÉNA (Université Paris XII).

⁸ This fungicide, ERPACIDE 450T has recently been developed by the ERPAC company in collaboration with the Ébéna laboratory of the Université Paris XII



four à pain, grange... L'industrie traditionnelle du fer les exploite soit à l'état brut, comme haut fourneau, soit en utilisant la matière première, considérée comme un matériau de choix pour protéger les parties en contact avec le feu. L'utilisation de fragments de nids comme pierres à foyer est pratiquement universelle en Afrique intertropicale.

Les individus

Nutrition humaine

Les individus ailés de diverses espèces, mais surtout ceux des *Macrotermes* sont récoltés au moment de l'essaimage, soit près des lampes du village autour desquelles ils viennent tourbillonner, soit à l'aide de pièges, dômes de palmes imbriquées (ou journaux) disposés au dessus des termitières peu avant l'essaimage. Ils sont consommés crus sur place, bouillis, ou mieux encore grillés, et alors vendus sur les marchés. Dans diverses régions, on confectionne des pâtés plus élaborés, voire même à l'est de la République centrafricaine de l'huile de termites. Riches en protéines et en triglycérides, ces insectes constituent un apport nutritionnel important.

Croyances

De tous temps, les sociétés de termites et leurs constructions ont interpellé les diverses civilisations humaines et engendré des comportements superstitieux. Le mystère de ces architectures de la nature est souvent perçu comme un précieux don des dieux. Pour n'en citer qu'un exemple, au Bénin, version singulière du mythe des peuples "sortis de terre", la tradition veut que les *Bekuyabe* soient originaires d'une termitière.

Lors des migrations, l'arrivée sur une zone riche en termitières est interprétée comme un présage éminemment favorable à l'occupation des lieux : les dieux de la fertilité et de la fécondité attestent ainsi leur présence. L'occupation du site nécessite alors l'organisation de rites, tel le bouturage d'une fraction de termitière, dont la reprise ou la mort traduit la bienveillance ou le refus des forces surnaturelles peuplant la région. Celui qui réussit devient le "prêtre foncier" de la communauté.

Les grosses reines physogastriques de *Macrotermes* sont très recherchées et possèdent, dans la croyance populaire, des vertus liées à leur prodigieuse fertilité. Suivant les régions, ces pouvoirs magiques varient mais sont toujours liés à la fécondité où à la sexualité. Généralement, on fait manger des reines aux femmes stériles. On les conseille aussi aux hommes impuissants, mais l'inverse se rencontre également.

Ainsi, la mémoire collective recèle-t-elle une contradiction opposant, d'une part, les méfaits causés à l'agriculture et aux constructions de l'homme par les termites, et d'autre part, le poids mystique qui leur est dévolu. Les termitières, perçues comme de véritables sanctuaires abritant des divinités telluriques, sont souvent associées aux rites initiatiques et à la symbolique royale comme en témoigne la confection des effigies des divinités en terre de termitière.

THE UTILIZATIONS BY MAN

The termitaries

Farmers use the visual and tactile aspect of termitary materials as indicators for the composition of the underground and to orientate the choice of crops. Often the soil of termitaries is even used as a fertilizer.

Termites impregnate the very fine clay with their saliva. The result is the absence of shrinkage when drying out, a high toughness and the resistance to bad weather, particularly to rain, a quality turned to account to plaster houses. In Burkina Faso, for example, the first layers of bricks in the walls of houses are made of blocks of termitaries (*Cubitermes*, *Macrotermes*), well resistent to the water drops thrown up from the soil during rains. Roads are often repaired with blocks of *Cubitermes* termitaries.

In some regions, the clay taken out of *Macrotermes* nests is used to make earthenware and ceramics.

Last, the large termitaries can be used as bred ovens, barns, ... The traditional iron industry uses them either in their raw stage as a smelting furnace, either by using the raw material considered as a high quality stuff to protect the parts in contact with the fire. The use of nest fragments as hearth stones is well known over intertropical Africa.

The individuals

Human nutrition

Flying individuals of the different species, but mainly those of *Macrotermes*, are collected during the swarming, either near the lamps in the villages where they whirl around, either by the mean of traps, a canopy of interwoven palms (or newspapers) placed on top of the termitaries. They are eaten raw on the spot, boiled, or even better, grilled and sold on the markets. More elaborated pies are prepared in various regions and even termite oil in the eastern part of the Central African Republic. They provide an important nutritional supply with their high rate of protein and triglycerides.

Beliefs

For all times the termite societies and their constructions have questioned human civilisations and engendered superstitious behaviours. The mystery of these architects of nature is often seen as a precious gift of the gods. To take only one example, tradition says that *Bekuyabe* originated from a termitary, a particular version of the myth of people born from the earth.

During migrations, reaching a region densely spotted with termitaries is interpreted as an eminently favourable omen to occupy this area : gods of fertility and fecondity thus testify to their presence. The occupation of the site then needs rituals to be organized, like making cuttings of a termitary. The death or regrowth expresses the benevolence or the refusal of occult forces leaving in the area. The one who succeeds becomes the "priest of earth" of the community.

The large physogastric queens of *Macrotermes* are very sought after and according to popular believes, have virtues related to their prodigious fertility. Along with the regions, these magic powers differ but are always related to fecondity and sexuality. Queens are usually given to sterile women to be eaten. They are also recommended for impotent men, but the reverse can also be found.

The collective memory thus conceals the contradiction opposing the damages made to agriculture and constructions by termites on one side, and the mystical burden devolved upon them on the other side. Considered as true sanctuaries hosting telluric divinities, termitaries are often associated to initiatic rituals and to the royal symbolic, as testifies the confection of divine effigies with termitary earth.



CONCLUSION

À l’heure actuelle, l’ampleur des dégâts commis par les termites sur les arbres fruitiers ou les plantations forestières en Afrique subsaharienne et sahélienne est considérable. Les modifications des conditions climatiques —sécheresse—, des écosystèmes —désertification et défrichement— et des méthodes culturales —extension pour répondre à la croissance démographique— ne semblent pas étrangères à l’extension du phénomène. Elles ont vraisemblablement suscité l’attaque des termites, insectes fortement opportunistes, qui ont pu rechercher, outre la nourriture, un approvisionnement en eau au niveau des racines. L’hystérésis constatée dans certains cas pour les arbres, entre la sécheresse et l’apparition des dégâts pourrait correspondre d’une part au temps nécessaire au développement des termitières au niveau des racines, d’autre part au temps de réponse des arbres dont les structures nourricières peuvent compenser temporairement la demande du végétal vivant. Le dépérissement de l’arbre qui commence par secteurs puis s’étend à son ensemble est caractéristique du dysfonctionnement d’une partie seulement du système racinaire.

Une autre hypothèse vient à l’esprit : la tri-symbiose des termites champignonnistes, champignon-bactérie-termite, leur confère une opportunité et une efficacité redoutable à une époque où l’on met massivement ces zones en culture. Peut-être même orientons-nous une sélection parmi les populations de termites susceptibles de développer ces enzymes, hypothèse d’autant plus vraisemblable que des travaux récents⁹ ont montré la possibilité d’induction, chez les termites ou leurs symbiotes, d’enzymes digestives spécifiques en fonction de l’offre alimentaire.

Dans le cas de la canne à sucre, la spoliation pourrait expliquer en partie la différence de rendement de 20 p. 100 existant entre la culture en “pluvial” (95 tonnes/ha dans le meilleur des cas) ou en “irrigué par aspersion” largement attaquées par les termites et la culture en “irrigué par gravitation” (115 tonnes/ha) pratiquement exempte de termites (exploitation de la CSS à Richard Toll au Sénégal par exemple).

Les observations sont trop fragmentaires pour permettre des conclusions définitives quant à l’agressivité nouvelle des populations de termites ravageurs comme aux causes exactes du processus ayant conduit à l’attaque des arbres adultes sains, mais l’abondance des faits est indiscutable et troublante : pourquoi observe-t-on cette recrudescence des attaques de termites sur les plantes vivantes ? On pourrait penser que la culture en zone intertropicale étant souvent, par le passé, le fait de paysans isolés, les problèmes de rentabilité paraissaient secondaires. A l’heure des cultures industrielles et d’une surveillance phytosanitaire intense, la moindre attaque de ravageurs est détectée et l’alerte donnée. Mais il semble plus probable qu’un mécanisme nouveau dont on connaît mal le déterminisme, soit engagé. Il entraîne la mort de nombreux arbres et une perte importante dans les cultures vivrières et industrielles. Il peut devenir préoccupant si aucune action n’est tentée à court terme.

Très souvent, les agriculteurs et les planteurs considéraient jusqu’ici les nuisances des termites comme faisant partie des contraintes en culture tropicale et, par suite, inéluctables. Mais les dégâts sont devenus insupportables et actuellement, grâce à l’action éducative des agents de la protection des végétaux des différents pays, ils estiment non seulement que le problème doit être considéré au même titre que les autres nuisances et par conséquent susceptible de traitement, mais ils attendent de plus des solutions venant du monde scientifique.

CONCLUSIONS

To day, the extend of damages caused by termites to orchards and forestry in sahelian and sub-sahelian Africa is considerable. Changes in climatic conditions — drought —, in ecosystems — desertification and land clearing — and in applied cultural methods — expanding to cope with the demographic growth — seem to be related with the increasing phenomenon. They have in all likelihood arousen the attacks of the highly opportunistic insects termites are looking, besides of food, for a water supply in the surroundings of the roots. Hysteresis is noticed in certain cases on trees between the drought and the appearance of damages. It could correspond on one hand to the time necessary for the development of nests on roots, on the other hand to the response time of trees whose nutritional structures can temporarily compensate the demand of the living plant. The withering of the tree starting from sectors to extend at its whole is characteristic for the dysfonctionning of only a part of the root system.

Another hypothesis comes up : the tri-symbiosis in fungus farmers — fungus-bacteria-termite — confers them a fearsome opportunity and efficiency at a period where these areas are massively taken under cultivation. Possibly we even induce a selection among termite populations capable of developping those enzymes. This hypothesis becomes more plausible as recent studies⁹ have demonstrated the possibility in termites and their symbiontes, of inducing digestive enzymes specific to the food supply.

In the case of sugar cane, the spoliation could partly explain the difference in yield of 20 per cent between the rainfed cultivation (95 tons/ha at the best) or the cultivation with sprinkling irrigation both widely attacked by termites, and the cultivation under gravity irrigation (115 tons/ha) almost free of termites (farm of CSS in Richard Toll, Senegal, for instance).

Observations are still too fragmentary to allow to draw final conclusions concerning the new aggressivity of predating termite populations, or concerning the exact causes of the process leading to the attack of adult and sane trees. But the abundance of facts is unquestionable and disquieting: why this regrowth of termite attacks against live plants ? One may suggest that in the past cultivation in the intertropical zone was mainly done by isolated farmers and that profitability was not a foreground question. At the time of industrial cultivation and a close phytosanitary watch over, the smallest attack of predators is detected and the alert given. But it seems more realistic that a new mechanism with a still badly known determinism prevails, leading to the death of numerous trees and high losses on food and industrial crops. Unless action is taken over in a short delay, it can become worrying.

Up to now farmers often considered the nuisances of termites as part of natural constraints in cultivating under the tropics, and therefore unavoidable. But damages have become unbearable and, today, thanks to the educative action of the plant protection services, they estimate not only necessary to consider it in the same way as other plant diseases, but they are awaiting solutions from the scientists.

⁹ - C. ROULAND-LEFEVRE et A IKHOUANE (thèse d’Université, 27 IX 1995) ; Laboratoire ÉBÉNA.

⁹ - Rouland-Léfévre, C and Ikhuane, A; Thèse d’Université, 27 IX 1995; Laboratoire Ébena.



LE TERMITOMYCES ET LA SYMBIOSE DIGESTIVE CHEZ LES TERMITES CHAMPIGNONNISTES

Les macrotermitinae, dits " termites champignonnistes ", utilisent les enzymes d'un champignon symbiotique du genre Termitomyces pour dégrader les différents composés de la matière végétale.

Après la récolte de fragments de tiges ou rondelles découpées dans les feuilles, les ouvriers les mettent en réserve sous forme d'amas de sciure déposés, selon les espèces, à la périphérie des chambres à meules (photo n° 1) ou engrangés dans des cellules spéciales.

Ces particules végétales sont ingérées et transitent rapidement à travers le tube digestif sans être digérées. Les ingestats expulsés par l'anus sont alors façonnés à l'aide de la bouche en boulettes ou "mylosphères" qui sont empilées pour former une "meule" (phot n° 1I), construction caractéristique des termites champignonnistes. Outre la matière végétale, elle contient vraisemblablement quelques bactéries et enzymes, absorbées au départ ou recueillies lors du passage dans l'intestin.

Un champignon supérieur du genre Termitomyces, appartenant à la famille des Basidiomycètes (Agaricacées) va se développer sur la meule. Son mycélium pénètre à l'intérieur et recouvre la surface, formant un feutrage blanchâtre bien visible, le "velours", où saillent çà et là de petites boules blanches appelées "mycotêtes" (photo n° 2). Ingérées par l'insecte, elles lui apportent un complément de protéines. Ce champignon est un maillon obligé du métabolisme digestif des macrotermitinae. Ses diverses enzymes prédégradent in situ cellulose, lignine, tanins et autres constituants végétaux de la meule. Leurs métabolites sont ensuite digérés dans le tractus digestif du termite où ces mêmes enzymes fongiques se retrouvent pour agir en synergie avec les enzymes propres du termite.

Chez les différentes espèces du genre Macrotermes, les ouvriers entassent sur le dessus de la meule les boulettes fraîches, tandis qu'ils consomment par le dessous la matière organique dégradée par le champignon (photo n° 3). La matière organique se renouvelle donc constamment dans la meule qui " mûrit " du haut vers le bas. Chez Pseudacanthotermes, la meule terminée est laissée en maturation puis consommée en son entier. Une nouvelle meule est alors reconstruite dans la chambre nettoyée.

Généralement, ce champignon fructifie tous les ans à la saison des pluies : une partie de l'appareil reproducteur, le carpophore, sort de terre et étale son chapeau à l'extérieur. Cette fructification débute par le développement de certaines mycotêtes - assimilées à des amas de conidies, agrégats de cellules reproductrices asexuées - qui perforent le plafond de la chambre (photo n° 4) et traversent l'épaisseur de terre située au-dessus pour s'épanouir à la surface. Le champignon perce la terre à l'aide d'un perforateur, partie dure située à son apex. Il sinue pour passer au travers des gravillons du sol, sécrétant peut-être une substance qui lui permet d'amollir la terre. Pour arriver au niveau du sol, il peut traverser jusqu'à un mètre cinquante de terre, au-dessus de sa meule d'origine. A la fin du processus de maturation, le carpophore, comestible pour l'homme, s'étale à la surface du sol restant relié à la meule souterraine par un long pied grêle (photo n° 5).

THE TERMITOMYCES AND THE DIGESTIVE SYMBIOSIS IN FUNGUS FARMERS

The Macrotermitinae, called "fungus farmers", use the enzymes of a symbiotic fungus of the genus Termitomyces to degradate the different components of vegetal matter.

After their harvest, the workers store fragments of stems or slices of leaves in the form of sawdust heaps set down, according to species, at the periphery of the mould chambers (Photo n°.1) or gathered in special cells.

Absorbed, these vegetal particules follow a quick transit through the digestive tract without being digested. Repulsed through the anus, these ingesta are then shaped with the mouth into small pellets or "mylospheres" piled up to built a "mould" (picture no.1), a construction characteristic for fungus farmers. Besides vegetal matter it contains probably a few bacteria and enzymes ingested in the beginning or collected during the intestinal transit.

A superior fungus from the genus Termitomyces, member of the Basidiomycetes (Agaricacae) will develop on the mould. The mycelium makes its way inside and covers the surface, building a well visible whitish felting called "velvet" from where emerge here and there white balls called "mycoheads" (Photo n°.2). Ingested by the insect, they provide a supplement of proteins. This fungus is a compulsory link of the digestive metabolism of Macrotermitinae. Its various enzymes predigest in situ cellulosis, lignin, tannins and other plant components of the mould. Their metabolites are then digested within the digestive tract of the termite where the same fungic enzymes meet the own enzymes of the termite to act in synergia.

In the different species of the genus Macrotermes the workers pile up on top of the mould the fresh pellets while they consume the organic matter degraded by the fungus from the bottom side (Photo n°.3). So the organic matter is constantly renewed in the mould which "matures" from the top to the bottom. In Pseudacanthotermes the achieved mould is left for ripening and then consumed as a whole. A new mould is then built in the cleaned chamber.

This fungus usually gives fruits once a year during the rain season : part of the reproductive tract emerges from the soil and spreads its hat outside. Fructification starts with the development of certain mycoheads _ comparable to a conglomerate of conidia, agregates of asexual reproductive cells _ which pierce the ceiling of the chamber (Photo n°.4) and cross the earth layer above to open out at the surface. The fungus perforates the soil with the help of a perforator, a tough part located on the apex. It goes between the gravels of the soil over a winding course and secretes possibly a substance to soften the earth. To reach the soil surface it may transverse up to one and a half meter of earth on top of its departing mould. At the end of the ripening process the carpophorus, edible to man, stretches out on the soil surface bound through a long and fragile foot to the underground mould (Photo n°.5).



Photo 1 : Mould chamber of Pseudacanthotermes spiniger (length 12 cm). The mould appears in the form of vertical slats partly knit together in anastomosis. Notice the whitish aspect of the surface due to the mycelium velvet and the white points of the Termitomyces eurhizus myco-heads.

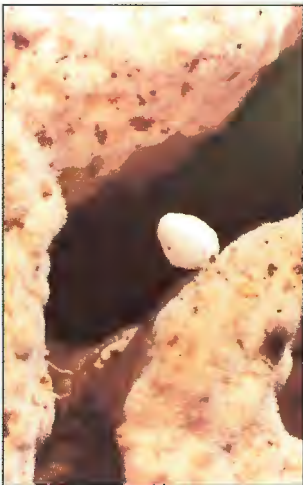


Photo 2 : Detail of the mycotete of Termitomyces shimperi on a mould of Macrotermes subhyalinus (diameter 0.5 mm). The white mycelium velvet is clearly visible on the surface of the mould.



Photo 3 : View from below of a Macrotermes subhyalinus rex mould showing the yellowish inferior side of slats eaten away by the workers. The pulling out by the mandibles gives them their irregular aspect. The whitish aspect of the flanks of the slats is due to the mycelium velvet.



Photo 4 : Lengthening of three mycotetes of Termitomyces sp. at the time of fructification on a mould of Ancistrotermes cavithorax (diameter 30 mm). The apex of the young carpophore have pierced the ceiling of the chamber.



Photo 5 : Young, still closed carpophore of Termitomyces eurhizus just appearing on the soil surface. The fragile foot builds a long filament (here 60 cm) which connects it to the mould of Pseudacanthotermes spiniger visible at the bottom of the picture.



Bibliographie :

ABD EL NOUR H. O., 1975. Drought and termites : a threat to *Cupressus lusitanica* plantations in jebel Marra-Sudan. *Sudan. Silva.*, **3** (20), 12-17.

ABOOD F., 1984. Laboratory evaluation of an amidinohydrazone insecticide on *Reticulitermes santonensis* (FEYTAUD) (Isoptera : Rhinotermitidae). M. Sc. thesis, Univ. London, 104 pp.

ABUSHAMA F. T., KAMBAL M.A., 1977. Fields observations on the attack of sugarcane by the termite *Microtermes tragardhi* (Sjost.). *Z. Ang. Ent.*, **82**, 355-359.

AGARWALA S.B.D., 1955. Control of sugarcane termites. (*Microtermes obesi* holmgr.). (1946-1953). *J. Econ. Ent.*, **48** (5), 533-537.

AGBOGBA C., ROY-NOEL J., 1982. L'attaque des arbres par les termites dans la presqu'île du Cap-Vert (Sénégal). III. Cas du parc forestier de Dakar-Hann sur sables ogoliens. *Bull. Inst. Fond. Afr. Noire*, **44**, 341-364.

AGBOGBA C., 1985. L'attaque des arbres par les termites dans le parc forestier de Dakar hann (Sénégal) (Isoptera). *Actes Coll. UIEIS*, 323-326.

AISAGBONHI C.I., 1989. A survey of the destructive effect of *Macrotermes bellicosus* Smeathman (Isoptera : Termitinae Macrotermitinae) on coconut seednuts at Nifor, Benin, Nigeria. *Trop. Pest. Management*, **35** (4), 380-381.

AJAYI O., 1985. A check-list of millet insect pests and their natural enemies in Nigeria. *Samaru Miscellaneous paper*, **108**, 16 pp.

AMIN P.W., SINGH K.N., DWIVEDI S.L., RAO V.R., 1985. Sources of resistance to the jassid (*Empoasca Kerri*), thrips (*Frankliniella schultzei*) and termites (*Odontotermes* sp.) in groundnut (*Arachis hypogea*). *Peanut Sc.*, **12**, 58-60.

ANONYMOUS, 1971. *Cotton handbook of Malawi*. Zomba, Malawi, Ministry of Agriculture and Natural Resources, 82 pp.

ATKINSON P.R., NIXON K.M., SHAM M.J.P., 1992. On the susceptibility of Eucalyptus species and clones to attack by *Macrotermes natalensis* Haviland (Isoptera : Termitidae). *Forest. Ecol. Management*, **48**, 15-30.

ATU U.G., 1993. Cultural practices for the control of termite (Isoptera) damage to yams and cassava in south-eastern Nigeria. *Int. J. Pest. Management*, **39** (4), 462-466.

BADAWI A., FARAGALLA A.A., 1986. Evaluation of different chemicals against *Microtermes najdensis* Harris (Termitidae, Isoptera) attacking green pepper in Jizan aera, Saudi Arabia. *Trop. Pest. Management*, **32**, 130-133.

BAMPTON S. S., BUTTERWORTH D., MACNULTY B. J., 1966. Testing materials for resistance to termite attack. Part 2. The resistance of some Nigerian timbers to attack by subterranean termites. *Material und Organismen*, **1**, 185-199.

BAO L. L., YENDOL W. G., 1971. Infection of the eastern subterranean termite, *Reticulitermes flavipes* (Kollar) with the fungus *Beauveria bassiana* (Balsamo) Vuill. *Entomophaga*, **16**, 343-352.

BARNETT D. W., 1986. Summary of results from termites control trials 1972-1985. FRIM (Forestry Research Institute of Malawi) Report 86003, 9 pp.

BARWAL R.N., 1985. Status of soil inhabiting insect pests of crops. *J. Soil Biol. Ecol.*, **5**, 139-142.

BEAL R. H., SMITH V. K., 1972. Cabarmate or phosphate insecticides for subterranean termite control? *Pest. Control.*, **40** (7), 20,22,43.

BECKER G., 1972. Termiten im Regenwald des Magdalenenstromtals in Kolumbien. *Angewandte Entomologie*, **71**, 431-441.

BEDDING R. A., MOLYNEUX A. S., 1982. Penetration of insect cuticle by infective juveniles of *Heterorhabditis* spp. (Nematoda : Heterorhabditidae). *Nematologica*, **28**, 354-359.

BHANNOT J.P., VERMA A.N., KHURANA A.D., 1986. Effect of different methods of seed traitement with aldrin on germination, termite damage and grain yield of wheat. *Haryana Agricultural University*, **16**, 387-388.

BHAT M.V., 1985. Insect pests affecting vegetables, oilseeds, fruit crops and sugarcane. *Pest. Inform.*, **11** (3), 44-46.

BLACK H. I. J., WOOD T. G., 1989. The effects of cultivation on the vertical distribution of *Microtermes* spp. (Isoptera : Termitidae : Macrotermitidae Macrotermitinae) in soil at Mokwa, Nigeria. *Sociobiol.*, **15**, 133-138.

BLACKWELL M., ROSSI W., 1986. Biogeography of fungal ectoparasites of termites. *Mycotaxon.*, **25**, 581-601.

BODOT P., 1961. La destruction des termitières de *Bellicositermes natalensis* par une fourmi : *Dorylus (Typhlopone) dentifrons* (WASMANN). *C. R. Acad. Sci. Paris*, **253**, 3053.

BODOT P., 1967. Etude écologique des termites des savanes de basse Côte d'Ivoire. *Insectes Sociaux*, **14**, 229-258.

BRENIERE J., 1983. *The principal insect pests of rice in west Africa and their control*. 2nd edition. Monrovia, West Africa Development Association (Ed.), 87 pp.

BREZNAK J. A., 1982. Intestinal microbiota of termites and other xylophageous insects. *Ann. Rev. Microbiol.*, **36**, 323-343.

BROWN K. W., 1962. Termite control research in Uganda with particular reference to the control of attacks in Eucalyptus plantations. *8th Brit. Common. Forest. Conf.*, Entebe, Uganda, 9 pp.

BROWN K. W., 1965. Termite control research in Uganda (with special reference to the control of attacks in Eucalyptus plantations). *E. Afr. Agric. For. J.*, **31**, 218-223.

BROWNE F. G., 1968. *Pests and diseases of forest plantation trees and annotated list of the principal species occurring in the british Commonwealth*. Oxford, Clarendon Press, 1330 pp.

BRUNCK F., 1989. Entomologie et pathologie forestières ennemies et affections diverses des essences forestières en milieu tropical. *Mémento du forestier*, Ministère de la Coopération et du développement, Paris, 189-199.

BUGGER M., 1966. The biology and control of termites damaging field crops in Tanganyika (maize and soja). *Bull. Ent. Res. (London)*, **56** (3), 417-444.

BURGES H. D., HUSSEY N. W., 1971. *Microbial control of insects and mites*. London, Academic Press, 861 pp.

BURGES H. D., 1981. *Microbial control of pests and plant diseases* 1970-1980. London, Academic Press, 944 pp.

BUTANI D. K., 1967. Sugarcane and its problems. Sugarcane termite - a resume. *Indian Sugar*, **17**, 543-549.

CARTER F. L., SMYTHE R. V., 1974. Feeding and survival responses of *Reticulitermes flavipes* (Kollar) to extractives of wood from 11 coniferous genera. *Holzforschung*, **28**, 41-45.

CHAMSAMA S. A. O., HALL J. B., 1987. Effects of nursery treatments on *Eucalyptus camaldulensis* field establishment and early growth at Mafiga, Morogoro, Tanzania. *Forest. Ecol. Management*, **21**, 91-108.

CHAPMAN J., 1986. Two new pyrothroids for termite control. *Pest. Management*, **5** (3), 15.

CHRIS P. CANTY, 1990. Controled release technology protects forest trees from termite attack. *3rd Inter. Conf. Plant. Protect. Trop.*, Bogor, 75.

COATON W. G. H., 1949. Queen removal in termite control. *Farming in South Africa*, **24**, 335-344.

COATON W. G. H., 1950. Termites and their control in cultivated areas in South Africa. *Bull. Depart. Agri. South Africa*, **305**, 28 pp

COATON W.G.H., 1954. Veld reclamation and harvester termite control (*Hodotermes* sp.). *Farming South Africa*, **29** (338), 243-248.

COLLINS N. M., 1984. Termite damage and cross loss studies in Nigeria-Assessment of damage to upland sugarcane. *Trop. Pest. Management*, **30** (1), 26-28.

COOPER P. A., GRACE J. M., 1987. Association of the eastern subterranean termite, *Reticulitermes flavipes* (KOLLAR) (Isoptera : Rhinotermitidae), with living trees in Canada. *J. Ent. Sci.*, **22**, 353-354.

COWIE R. H., WOOD T. G., 1989. Damage to crops, forestry and rangeland by fungus-growing termites (termitidae : Macrotermitinae) in Ethiopia. *Sociobiol.*, **15**, 139-153.

COWIE R. H., LOGAN J. W. M., WOOD T. G., 1989. Termite (Isoptera) damage and control in tropical forestry with special reference to Africa and Indio-Malaysia : a review. *Bull. Ent. Res.*, **79**, 173-184.

CRIST T.O., FRIESE C.F., 1994. The use of ant nests by subterranean termites in two semi arid ecosystems. *American Midland Naturalist*, **131** (2), 370-373.

CROWTHER F., BARLOW H. W. B., 1943. Tap-root damage of cotton, ascribed to termites, in the Sudan Gezira. *Empire J. Exp. Agri.*, **11**, 99-112.

DANTHANARAYANA W., VITARANA S. I., 1987. Control of the live wood tea termite *Glyptotermes dilatatus* using *Heterorhabditis* sp. (Nematoda). *Agri. Ecosystem. Environ.*, **19**, 333-342.

DARLINGTON J. P. E. C., 1982. Population dynamics in an african fungus-growing termites. In *The biology of social insects*. BREED M. D., MICHENER C. D., EVANS H. E. (Eds) Boulder, Westview Press, 54-58.

DARLINGTON J. P. E. C., 1985. Multiple primary reproductives in the termites *Macrotermes michaelseni* (Sjöstedt). In *Caste differentiation in social insects*. WATSON J. A. L., OKOT-KOTBER B. M., NOIROT C. (Eds) , Oxford, Pergamon Press, 187-200.



- DAVIS R.W., KAMBLE S.T., 1992. Distribution of sub-slab injected Dursban TC (chlorpyrifos) in a loamy sand soil when used for subterranean termite control. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.*, **48** (4), 585-591.
- DAVIS R.W., KAMBLE S.T., TOLLEY M.P., 1993. Microencapsulated chlorpyrifos distribution in Laomy sand and silty clay loam soils when applied with a sub-slab injector for subterranean termite control. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.*, **50** (3), 458-465.
- DAWKINS H. C., 1949. Timber plantaing in the *Terminalia* wood-land of northen Uganda. *Empire Forest. Rev.*, **28**, 226-247.
- DEON, G., SCHWARTZ R., 1988. Résistance naturelle des bois tropicaux aux attaques biologiques. *Revue Bois et Forêts des Tropiques*, 15 pp.
- DIAGANA D., 1986. Rappel sur les principales attaques d'insectes dans les plantations d'Eucalyptus (Pointe-Noire). *Pointe-Noire (COG) : CIRAD-CTFT*, 5 pp.
- DIBANGOU V., 1994. Etude comparée de la biologie et du métabolisme digestif de deux espèces de termites (*Pseudacantotermes spiniger* et *militaris*) dans les plantations de canne à sucre de la vallée du Niari (Congo). Thèse d'université. Université Paris XII-Val de Marne, 175 pp.
- DICK J., 1951. Insect pests in natal cane. *S. Afr. Sug. J.*, **35**, 99-101.
- DICKO I.O., LYNCH R.E., OUEDRAOGO A.P., SOME A.S., 1991. Evaluation de la résistance des gousses de quelques variétés d'arachide aux attaques des termites (Isoptères : Termitidae) et des iules (Myriapodes : Diplopodes). *Revue du réseau pour l'amélioration de la productivité agricole en milieu aride*, **3**, 63-72.
- DUNCAN F., 1988. Research into baits for harvester termite control. *Plant. Protec. News.*, **11**, 2.
- EBELING W., PENCE R. J., 1957. Relation of particle size to the penetration of subteranean termites through barriers of sand or cinders. *J. Econ. Ent.*, **50**, 690-692.
- EL AMIN E. M., ISHAG H. M., BURHAN H. O., 1983. Important factors affecting the yield of groundnuts (*Arachis hypogaea* L.) in the Sudan. *Angewandte Zoologie*, **70**, 39-55.
- EL BAKRI A., ELDEIN N., KAMBAL M. A., THOMAS R. J., WOOD T. G., 1989. Effect of fungicide-impregnated food on the viability of fungus combs and colonies of *Microtermes* sp. nr. *albopartitus* (Isoptera : Macrotermitinae). *Sociobiol.*, **15**, 175-180.
- EPILA J. S. O., RUYOOKA D. B. A., 1988. Cultural method of controlling termite attacks on cassava (*Manihot esculenta*) with *Vitex doniana* : a preliminary study. *Sociobiol.*, **14**, 291-297.
- EPSKY N. D., CAPINERA J. L., 1988. Efficacy of the entomogenous nematode *Steinernema feltiae* against a subterranean termite, *Reticulitermes tibialis* (Isoptera : Rhinotermitidae). *J. Econ. Ent.*, **81**, 1313-1317.
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations) 1985. Methods of termites control in exotic forestry plantation on the Fouta Djallon, Guinea Republic. *FAO Technical Report* FO :DP/GUI/82/003, 15 pp.
- FERRON P., 1978. Biological control of insect pests by entomogenous fungi. *Ann. Rev. Ent.*, **23**, 409-442.
- FOWLER H. G., 1989. An epizootic iridovirus of Orthoptera (Gryllotalpidae : *Scapteriscus borellii*) and its pathogenicity to termites (Isoptera ; *Cryptotermes*). *Rev. Microbiol.*, **20**, 115-120.
- FRENCH J.R.J., ROBINSON P.J., EWART D.M., 1986. Mound colonies of *Coptotermes lacteus* (Isoptera) eat cork in preference to sound wood. *Sociobiol.*, **11**, 303-309.
- GAUGLER R., BOUSH G. M., 1979. Laboratory test on ultraviolet protectants of an entomogenous nematode. *Environ. Ent.*, **8**, 810-813.
- GEORGIS R., POINAR G. O., 1983a. Effect of soil texture on the distribution and infectivity of *Neoaplectana carpocapsae* (Nematoda : Steinernematidae). *J. Nematol.*, **15** (2), 308-311.
- GEORGIS R., POINAR G. O., 1983b. Effect of soil texture on the distribution and infectivity of *Neoaplectana glaseri* (Nematoda : Steinernematidae). *J. Nematol.*, **15** (3), 329-332.
- GEORGIS R., POINAR G. O., 1983c. Vertical migration of *Heterorhabditis bacteriophora* and *Heterorhabditis heliothidis* (Nematoda : Heterorhabditidae) in sandy loam soil. *J. Nematol.*, **15** (4), 652-654.
- GEORGIS R., POINAR G. O., WILSON A. P., 1982. Susceptibility of damp-wood termites and soil and wood-dwelling termites to the entomogenous nematode *Neoaplectana carpocapsae*. *IRCS Medical Science*, **10**, 563.
- GERRITS R., VAN LATUM E. B. J., 1988. *Plant-derived pesticides in developing countries - possibilities and research needs*. The Hague, Netherlands' Ministry of Housing, Physical Planning and Environment, 104 pp.
- GIBBS A. J., GAY F. J., WETHERLY A. H., 1970. A possible paralysis virus of termites. *Virology*, **40**, 1063-1065.
- GIRIDHAR G., VASUDEVAN S., VASUDEVAN P., 1988. Antitermes properties of *Calotropis latex*. *Pesticides*, **22** (1), 31-33.
- GRAF P., 1986. Le contrôle des termites en culture caféière (1977) : compte rendu de deux essais d'insecticides. *Bulletin de la protection des végétaux*, **80** (2), 28-35.
- GRASSÉ P. P., 1982. *Termitologia, Tome 1*. Paris, Masson. 676 pp.
- GRASSÉ P. P., 1984. *Termitologia, Tome 2*. Paris, Masson. 613 pp.
- GRASSÉ P. P., 1986. *Termitologia, Tome 3*. Paris, Masson. 715 pp.
- GREENFIELD J.C., 1989. Moisture conservation in rainfed agriculture in developing countries. *Rural Development in Practice*, **1**, 5-6.
- GUEYE N., LEPAGE M., 1988. Rôle des termites dans de jeunes plantations d'Eucalyptus du Cap-Vert (Sénégal). *Act. Coll. UIEIS*, **4**, 345-352.
- HALL R., 1986. New termiticides are effective but less persistent. *Pest. Control.*, **54** (3), 24,26,30.
- HAMID A.A., 1987. Insectes ravageurs d'*Acacia mangium* Wild au Sarawak. *Sarawak (MYS), Forest Department*, 10 pp.
- HANEL H., WATSON J.A.L., 1983. Preliminary field test and use of *Metharizium anisopliae* for the control of *Nasutitermes exitiosus* (HILL) (Isoptera : Termitidae). *Bull. Ent. Res.*, **73**, 305-313.
- HARBORNE J.B., 1988. *Introduction to ecological biochemistry*. 3rd edition. London, Academic Press, 356 pp.
- HARRIS W.V., 1954. Termites and Tropical Agriculture. *Trop. Agric.*, **31** (1), 11-18.
- HARRIS W.V., 1955. Termites and forestry. *Empire Forestry review*, **34**, 160-166.
- HARRIS W.V., 1961. *Termites, their recognition and control*. London, Longmans (Eds), 187 pp.
- HARRIS W.V., 1966. The genus *Ancistrotermes* (Isoptera). *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist.*, **18** (1), 1-20.
- HARRIS W.V., 1969. Termites as pest of sugarcane. In *Pests of sugarcane*, WILLIAMS J.R., METCALFE J.R., MUNGOMERY R.W. AND MATHES R. (Eds), Elsevier, Amsterdam, 225-235.
- HARRIS W.V., 1971. *Termites, their recognition and control. IInd Edi*. London, Longmans (Eds), 41 pp.
- HASSAN F.A., 1990. Insectes ravageurs importants de Casuarina en Egypte. *International casuarina Workshop*, **2**, 102-109.
- HONIGBERG B.M., 1970. Protozoa associated with termites and their role in digestion. In *Biology of termites, volume 2*, Krishna K., Weesner F.M.(Eds), New York and London Academic Press, 1-36.
- HORN D.J., 1988. *Ecological approach to pest management*. London, Elsevier, 285 pp.
- INONE Y., 1983. Termiticidal activity of synthetic pyrethroids. In : *Pesticide Chemistry : Human welfare and Environment. Proc. 5th Int. Cong. Pesticide Chemistry*, Kyoto, Japan, pp. 10.
- JAFRI R.H., AHMAD M., IDREES K., 1981. Microsporidian infection in the workers of termite, *Microcerotermes championi*. *Pakistan J. Zool.*, **8**, 234-236.
- JAVAID I., 1986. Causes of damage to some wild mango fruit trees in Zambia. *Int. Pest. Control.*, **28** (4), 98-99.
- JOHNSON R. A., GUMEL M. H., 1981. Termite damage and crop loss studies in Nigeria. The incidence of termite scarified groundnut pods and resulting kernel contamination of field and market samples. *Trop. Pest. Management*, **27**, 343-350.
- JOHNSON R. A., LAMB R. W., WOOD T. G., 1981. Termite damage and crop loss studies in Nigeria - a survey of damage to groundnut. *Trop. Pest. Management*, **27**, 325-342.
- JONES T., 1985. *Forest pest and diseases*. In *Pesticide application : principle and practice*. HASKELL P. T. (Ed.) , Oxford, Clarendon press, 249-272.
- KAKDE J.R., 1985. *Sugarcane production*. New Delhi, Metropolitan Book XII, 384 pp.
- KARD B.M., MAULDIN J.K., JONES S.C., 1989. Evaluation of soil termiticides for control of subterranean termites (Isoptera). *Sociobiol.*, **15** (3), 285-297.
- KASHYAP R. K., VERMA A. N., BHANOT J. P., 1984. Termites of plantation crops, their damage and control. *J. Plant.Crops.*, **12**, 1-10.
- KHAN H.K., JAYARAJ S., 1993. Muscardine Fungi for the Biological Control of Agroforestry Termite *Ondototermes obesus* (RAMBUR). *Insect. Sc. Appl.*, **14** (4), 529-535.



KHANNA K. L., NIGAM L. N., AGARWALA S. B. D., BUTANI D. K., 1965. Termites infesting sugarcane and their control. *Proceed. Int. Soc. of sugarcane technologists. 9th congress*, 908-935.

KOORYMAN C., ONCK R. F. M., 1987. Distribution of termite (Isoptera) species in southwestern Kenya in relation to land use and the morphology of their galleries. *Biol. Fertility Soils*, **3**, 69-73.

KRISHNA K., WEESNER F. M., 1970. *Biology of termites, tome 2*. Academic Press, New york and London, 643 pp.

KRUUK H., SANDS W. A., 1972. The aardwolf (*Proteles cristatus* Sparrman, 1783) as predator of termites. *East African Wild life J.*, **10**, 211-227.

LEE K. E., WOOD T. G., 1971. *Termites and soils*. London, Academic Press, 251 pp

LEE M.J., MESSER A. C., 1987. Dynamics and host influence of methane production by microbial symbionts in a lower termite. In : *Annals of the New York Academy of Sciences, volume 503. Endocytobiology III*, Lee J.J. and Frederick J.F. (Eds), 544-545 pp.

LEFEVRE F., 1956. La lutte contre les termites à la station I.F.A.C. du palmier de Kankossa (Mauritanie). *Fruits, (Paris)*, **11** (2), 47-50.

LENZ M., 1969. Die schädigende Wirkung einiger Schimmelpilze gegenüber Termiten. (The injurious effect of some mould fungi on termites). *Material und Organismen*, **4**, 109-122.

LOGAN J. W. M., ABOOD F., 1990. Laboratory trials on the toxicity of hydramethylnon (Amdro ; AC 217, 300) to *Reticulitermes santonensis* Feytaud (Isoptera : Rhinotermitidae) and *Microtermes lepidus* Sjöstedt (Isoptera : Termitidae). *Bull. Entomol. Res.*, **80**, 19-26.

LOGAN J. W. M., EL BAKRI A., 1990. Termites damage to date palms (*Phoenix dactylifera* L.) in northen Sudan with particular reference to the Dongola district. *Trop. Sci.*, **30**, 95-108.

LONGHURTS C., JOHNSON R. A., WOOD T. G., 1978. Predation by *Megaponera foetens* (Fabr.) (Hymenoptera : Formicidae) on termites in the Nigerian southern Guinea savana. *Oecologia*, **32**, 101-107.

LONGHURTS C., JOHNSON R. A., WOOD T. G., 1979. Foraging, recruitment and predation by *Decamorium uelense* (Sanstchi) (Formicidae ; Myrmicinae) on termites in southern Guinea savana, Nigeria. *Oecologia*, **38**, 83-91.

LUND A. E., 1971. Microbial control of termites. In *Microbial control of insects and mites*, BURGES H. D., HUSSEY N. W. (Eds), London Academic Press, 385-386 pp.

MAC GREGOR W. D., 1950. Termites, soil and vegetation. *Forestry Abstracts*, **12**, 1-6.

MAJER J. D., 1986. Utilizing economically beneficial ants. In *Economic impact and control of social insects*, VINSON S. B. (Ed.), New York, Preager, 1-68.

MALAKA S. L. O., 1972. Some measures applied in the control of termites in parts of Nigeria. *Nigerian Entomologists' Magazine*, **2**, 137-141.

MALARET L., NGORU F. N., 1989. Ethnoecology : a tool for community based pest management farmer knowledge of termites in Machakos district, Kenya. *Sociobiol.*, **15**, 197-211.

MALLET B., 1985. Problèmes entomologiques des plantations d'Eucalyptus en Côte d'Ivoire. *Abidjan (CIV) : CIRAD-CTFT*, 5 p.

MAMPE C.D., 1987. Termiticides. Is there a right one? *Pest. Control.*, **55** (2), 26-54.

MATTHEWS G. A., 1989. *Cotton insect pests and their management*. Longmans, Harlow, UK, 199 pp.

MATTHEWS G. A., ROWELL J. G., BEEDEN P., 1972. Yield and plant development of reduced cotton stands in Malawi. *Expt. Agri.*, **8**, 33-48.

MAULDIN J., JONES S., BEAL R., 1987. Viewing termiticides. *Pest Control.*, **55** (10), 46-59.

MAULDIN J.K., BEAL R.H., 1989. Entomogenous nematodes for control of subterranean termites, *Reticulitermes* spp. (Isoptera : Rhinotermitidae). *J. Econ. Ent.*, **82** (6), 1638-1642.

MCHOWA J.W., NGUGI D.N., 1994. Pest Complex in Agroforestry System -The Malawi Experience. *Forest Ecol. Management*, **64** (2-4), 277-284.

MERCER P. C., 1978. Pests diseases of groundnuts in Malawi. III. Wilts, post-harvest, physiological and minor disorders. *Oleagineux*, **33**, 619-624.

MISARI S. M., RAHEJA A. K., 1976. Notes on field pests of groundnuts in northen Nigeria. In *Minute of the Int. Symp. on Field Pest of Groundnut and Millet*, 57-69.

MITCHELL M. R., 1989. Comparaison of non-persistent insecticides in controled release granules with a persistent organochlorine insecticide for the control of termites in young Eucalyptus plantations in Zimbabwe. *Commonwealth For. Rev.*, **68** (4), 281-293.

MIX J., 1985. Beal's research shows nematodes don't control subterranean termites. *Pest. Control.*, **53** (2), 22-23.

MIX J., 1986. Nematodes flunk again. *Pest. Control.*, **54** (3), 48-54.

MOHARRAM A.M., BAGY M.M.K., ABDELGALIL F.A., 1992. Fungi associated with the sand termite *Psammotermes hypostoma* in Assiut, Egypt. *Mycologia*, **84** (6), 930-935.

MONVEILLER G., 1984. *Catalogue commenté et illustré des insectes du Cameroun d'intérêt agricole (apparitions, répartition, importance)*. Institut pour la Protection des plantes, Belgrad, Yugoslavia, **8**, 210 pp.

MORA PH., 1992. Dégâts des termites champignonnistes (Macrotermitinae) *Pseudacanthotermes spiniger* et *Microtermes subhyalinus* dans les plantations de canne à sucre - Mise au point d'une lutte spécifique. Thèse d'Université. Université Paris XII-Val de Marne, 176 pp.

MORA PH., ROULAND C., DIBANGOU V., RENOUX J., 1990. Damages caused by the recent infestation of the sugar cane fields by the fungus-growing termite *Pseudacanthotermes spiniger*. In *Social insects and the environment*, VEERESH G.K., MALLIK B., VIRAKTAMATH C.A. (Eds), Oxford and IBH publ., New Delhi, 604-605.

MORA PH., ROULAND C., RENOUX J., 1996. Foraging, nesting and damage behaviour of *Microtermes subhyalinus* Silvestri (Termitidae : Macrotermitinae) in a sugar cane plantation in Central African Republic. *Bull. Ent. Research.*, in press.

NAN-YAO S., SCHEFFRAHN R.H., 1990. Comparison of eleven soil termiticides against the formosan subterranean termite and eastern subterranean termite (Isoptera : Rhinotermitidae). *J. Econ. Ent.*, **83** (5), 1918-1924.

NAN-YAO S., SCHEFFRAHN R.H., BAN P.M., 1991. Uniform size particle barrier : a physical exclusion device against subterranean termites (Isoptera : Rhinotermitidae). *J. Econ. Ent.*, **84** (3), 912-916.

NAN-YAO S., SCHEFFRAHN R.H., 1993. Laboratory evaluation of two chitin synthesis inhibitors, hexaflumoron and diflubenzuron, as bait toxicants against formosan and eastern subterranean termites (Isoptera : Rhinotermitidae). *J. Econ. Ent.*, **86** (5), 1453-1457.

NEYA B., KIBORA D., 1988. Essai de trempage du bois d'*Eucalyptus camaldulensis* avec divers produits (1ère evaluation) : -produits chimiques (à base de sels) -produits naturels (solutions aqueuses de poudre de graines de *Cassia siebertiana* et *Azadirachta indica*) -produit organique (huile de vidange). (BFA) : CIRAD-CTFT, 5 p.

NUTTING W. R., 1969. Flight and colony foundation. In *Biology of termites, Volume I*, Krishna K., Weesner F. M. (Eds), London, Academic Press, 233-282.

PAGE R. Z., 1967. Termite control by induced epizootics entomophagous microorganism. *United States Patent Office*, **3**, 337-395.

PARRY M. S., 1959. Control of termites in *Eucalyptus* plantations. *Empire Forest. Rev.*, **38**, 287-292.

PASTI M.B., POMETTO AL., NUTI M.P., CRAWFORD D.L., 1990. Lignin-solubilizing ability of actinomycetes isolated from termite (Termitidae) gut. *Appl. Environ. Microbiol.*, **56** (7), 2213-2218.

PEARCE M. J., 1987. Seals, tombs, mummies, and tunnelling in the drywood termite *Cryptotermes* (Isoptera : Kalotermitidae). *Sociobiol.*, **13**, 217-226.

PEARCE M.J., WAITE B.S., 1994. A list of termite genera (Isoptera) with comments on taxonomic changes and regional distribution. *Sociobiol.*, **23** (3), 247-263.

PEARCE M. J., 1990. A new trap for collecting termites and assessing their foraging activity. *Trop. Pest. Management*, **36** (3), 310-311.

PEARSON E. O., 1958. *The insect pests of cotton in tropical Africa*. Empire Cotton Growing Corporation and Commonwealth Institute of Entomology, London, 355 pp.

PILLAI K. S., THANKAPPAN M., NAYAR N. M., 1983. Pests and diseases of cassava and their geographic distribution. *J. Root. Crops.*, **9**, 1-13.

POINAR G. O., 1979. *Nematodes for biological control of insects*. Boca Raton, Florida, CRC Press, 277 pp.

POMEROY D. E., 1983. A striking increase in a population of termites mounds in eastern Kenya. *J. Sci. Technol.*, **4**, 89-96.

POPENOE P., 1973. *The date palm*. Miami, Field Research Projects, 247 pp.

PRASAD L., RAO P.V.K., JAIN J.C., 1985. Termite resistance of Mango (*Mangifera indica*) treated with four preservatives. *J Indian Acad. Wood Sci.*, **16** (1), 61.

PRETORIUS M.W., VAN ARK H., MOHR J.D., 1991. Preliminary mound-fumigation trials for the control of *Trinervitermes trinervoides* colonies (Isoptera : Termitidae). *Phytophylactica*, **23** (1), 89-90.

RAMBO G.W., 1987. Termiticides. Time to reevaluate. *Pest Management*, **6** (2), 14-15.

RAO G. N., 1951. Control of termites in sugarcane. *Current Sci.*, **20**, 330-331.

RAYMUNDO S. A., 1986. Traditional pest control pratices in West Africa. *IRRI Newsletter*, **11** (1), 24.



RAYMUNDO S.A., 1984. Méthodes traditionnelles de lutte contre les déprédateurs du riz en Sierra Leone. *Bull. Tech. de l' ADRAO*, **5**, 24-25.

REDDY M. V., SAMMAIAH C., 1988. *Odontotermes brunneus* (Hagen) (Termitidae : Isoptera) as a new pest of maize and groundnut. *Entomol.*, **13**, 47-50.

RENOUX J., ROULAND C., MORA PH., 1990. Une modification du peuplement en termites par la transformation d'un écosystème naturel en un agrosystème. *REED-SRETIE info*, **30**, 2-5.

RENOUX J., ROULAND C., MORA PH., HASSEN N. 1991. Dégâts causés par les termites champignonnistes dans les cultures de canne à sucre en Afrique intertropicale. *Act. 1st Int. Coll. on sugar cane, AFCAS*, 124-130.

RENOUX J., ROULAND C., MORA PH., DIBANGOU V. 1991. Les constructions du termite *Pseudacanthotermes spiniger* dans les champs de canne à sucre, essai de lutte spécifique. *Act. 1st Int. Coll. on sugar cane, AFCAS*, 131-134.

RIPPER E. E., GOERGES L., 1965. *Cotton pests of the Sudan*.. Oxford, Blackwell, 345 pp.

ROULAND C., IKHOUANE A., NAYALTA N., 1993. Etude biologique des populations d'*Ancistrotermes guineensis* présentes dans les plantations de la SONASUT. *Act. Coll. IUSSI*, **8**, 79-87.

ROUZAUD H., 1962. La canne à sucre au Congo. *Agron. Trop.*, **17**, 531-542.

SAGWAL S.S., 1987. Damage potential and control of termites in agro-forestry. *Pesticides*, **21** (10), 11-14.

SANDS W. A., 1962. The evaluation of insecticides as soil and mound poisons against termites in agriculture and forestry in West africa. *Bull. Ent. Res.*, **53**, 179-192.

SANDS W. A., 1969. The association of termites and fungi. In *Biology of Termites*, Krishna K., Weesner F. M. (Eds), Academic Press, New York and London, 495-524.

SANDS W. A., 1973a. Termites as pest of tropical food crops. *Pest Articles and News Summaries*, **19**, 167-177.

SANDS W. A., 1973b. Termites as tree and crop pests. *Madelingen Fakulteit Landbouwetenschappen*, **38**, 817-830.

SANDS W. A., 1961. Foraging behaviour and feeding habits in five species of *Trinervitermes* in West Africa. *Ent. Exp. Appl.*, **4**, 227-228.

SANDS W. A., 1977. The role of termites in tropical agriculture. *Outlook on Agriculture*, **9**, 136-143.

SCHMIEGE D. C., 1963. The feasibility of using a neoplectanid nematode for control of some forest insect pests. *J. Econ. Ent.*, **56**, 427-431.

SELANDER J., NKUNIKA P.O.Y., 1981. Termites as pests of *Eucalyptus* in Zambia. *Discussion paper, XVII IUFRO World Congress*, 6-17 Sept. 1981, Kyoto, Japan, 10 pp.

SHARMA S., VASUDEVAN P., MADAN M., 1991. Insecticidal value of castor (*Ricinus communis*) against termites. *Int. Biodeterioration.*, **27** (3), 249-254.

SIDDE GOWDA D.K., RAJAGOPAL D., 1990. Association of *Termitomyces* spp. with fungus growing termites. *Proceed. of the Indian Acad. of Sci.*, **99** (4), 311-315.

SIEBER R., 1985. Replacement of reproductives in Macrotermitinae (Isoptera, Termitidae). In *Caste differentiation in social insects*, WATSON J. A. L, OKOT-KOTBER B. M., NOIROT C. (Eds), Oxford, Pergamon Press, 201-207.

SINGH H.V., ROHILLA H.R., YADAVA T.P., 1984. Comparative efficacy of aldrin (e.c. and dust) and BHC (w.p. and dust) for the control of termite *Ondototermes obesus* (Rambur) in groundnut *Arachis hypogaea* Linn. *Indian J. Ent.*, **46**, 409-411.

SINGLA M. L., DUHRA M. S., AULAKH M. S., 1988. Varietal resistance in sugarcane to *Scipophaga excerptalis* WLK. and *Odontotermes* spp. *J. Insect. Sci.*, **1**, 99-101.

SITHANANTHAM S., 1989. Studies on soil pests associated with groundnuts in Zambia. *Proceed. of the 10th Int. Soil Zool. Coll.*, Bangalore, 7-13 August 1988.

SLAYTOR M., 1992. Cellulose digestion in termites and cockroaches : what role do symbionts play? *Comp. Biochem.*, **103** (4), 775-784.

SMYTHE R. V., COPPEL H. C., 1965. The susceptibility of *Reticulitermes flavipes* (Kollar) and other termite species to an experimental preparation of *Bacillus thuringiensis* Berliner. *J. Invertebrate Pathol.*, **7**, 423-426.

SMYTHE R. V., COPPEL H. C., 1966. Pathogenicity of externally occurring fungi to *Reticulitermes flavipes*. *J. Invertebrate Pathol.*, **8**, 266-267.

SNYDER T. E., 1956. Annotated, subject-heading bibliography of termites. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, **130**, 1-305.

SNYDER T. E., 1961. Supplement to the annotated, subject-leading bibliography of termites 1955 to 1960. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, **143** (3), 1-137.

SNYDER T. E., 1968. Second supplement to the annotated, subject-heading bibliography of termites 1961 to 1965. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, **152** (3), 188 pp.

STEYN P., TREGOLD D., 1967. Crop content of crowned Guinea-fowl *Numida meleagris*. *Ostrich.*, **38**, 286.

SWAIN V.M., PRINSLOO G.L., 1986. A list of phytophagous insects and mites on forest trees and shrubs in South Africa. *Department of Agriculture and Water Supply, Republic of South Africa*, **66** (6), 91 pp.

THOMAS R. J., 1987a. Distribution of *termitomyces* and other fungi in the nests and major workers of several nigerian macrotermitinae. *Soil Biol. Biochem.*, **19**, 335-341.

THOMAS R. J., 1987b. Factors affecting the distribution and activity of fungi in the nests of Macrotermitinae. *Soil Biol. Biochem*, **19**, 343-349.

TIBEN A., PEARCE M.J., WOOD T.G., KAMBAL M.A., COWIE R.H., 1990. Damage to crops by *Microtermes najdensis* (Isoptera, Macrotermitinae) in irrigated semi-desert areas of the Red Sea Coast. II, Cotton in the Tokar delta region of Sudan. *Trop. Pest. Management* , **36**, (3)., 296-304.

VEERESH G.K., RAJAGOPAL D., KUMAR N.G., 1989. Management of termites in Mango orchard. *Acta Horticulturae*, **231** (2), 633-636.

VIKRAM R.M., YULE D.F., RAVINDER R.V., GEORGE P.J., 1992. Attack on Pigeonpea (*Cajanus cajan* Millsp.) by *Ondototermes obesus* (Rambur) and *Microtermes obesi* Holmgren (Isoptera : Microtermitinae). *Trop. Pest. Management*, **38** (3), 239-240.

VORA V.J., BHARODIA R.K., KAPADIA M.N., 1985. Pests of oilseed crops and their control-groundnut. *Pest.*, **19** (3), 19-22.

WAGNER M.R., ATUAHENE S.K.N., COBBINAH J. R., 1991. Entomologie forestière en Afrique tropicale occidentale : insectes des forêts du Ghana. (GBR) : *Kluwer Academic Publishers*, 210 pp.

WARDELL D.A., 1987. Control of termites in nurseries and young plantations in Africa : established practices and alternative courses of action *Commonwealth Forest. Rev.*, **66**, 77-89.

WEIDNER T., 1983. Spear termiticide : a new area in biological warfare. *Pest Control.*, **51** (11), 72-80.

WESSELS N. O., 1984. A forestation of marginal land for commercial timber production in South Africa. *South African Forest. J.*, **130**, 54-58.

WIGG L. T., 1946. Durability of some east african timbers. *East African Agri. J.*, **12**, 90-100.

WIGHTMAN J.A., AMIN P.W., 1988. Groundnut pests and their control in the semi-arid tropics. *Trop. Pest. Management*, **34**, 218-226.

WILKINSON H., 1940. Termites in East Africa. II.The biology and control of termites damaging grassland. *East African Agri. J.*, **6**, 67-72.

WILLIAMS R.M.C., 1965. Infestation of *Pinus carabaea* by the termite *Coptermes niger* Snyder. *12th Int. Cong. of Ent.*, London, 675-676.

WOOD T. G., COWIE R. H., 1988. Assessment of on-farm losses in cereals in Africa due to soil insects. *Insect Sci. Appl.*, **9**, 709-716.

WOOD T. G., JOHNSON R. A., 1978. Abundance and vertical distribution in soil of *Microtermes* (Isoptera, Termitidae) in savana woodland and agricultural ecosystems at Mokwa, Nigeria. *Memorabilia Zoologica*, **29**, 203-213.

WOOD T. G., JOHNSON R. A., 1986. The biology, physiology, and ecology of termites. In *Economic impact and control of social insects*, VINSON S. B. (Ed.) New York, Praeger, 1-68.

WOOD T. G., SANDS W. A., 1977. The role of termites in ecosystems. In *Production ecology of ants and termites*, BRIAN M. V. (Ed.), Cambridge, Cambridge University Press, 245-292.

WOOD T. G., THOMAS R. J., 1989. The mutualistic association between Macrotermitinae and *Termitomyces*. In *Insect-fungus interactions*, WILDING, N., COLLINS N. M., HAMMOND P. M., WEBBER, J. F. (Eds), London, Academic Press, 69-92.

WOOD T. G., BEDNARZIK M., ADEN H., 1987. Damage to crops by *Microtermes najdensis* (Isoptera, Macrotermitinae) in irrigated semi-desert areas of the Red Sea coast. 1. The Tihama region of the Yemen Arab Republic. *Trop. Pest. Management*, **33**, 142-150.

WOOD T. G., JOHNSON R. A., OHIAGU C. E., 1980. Termite damage and crop loss studies in Nigeria - a review of termite (Isoptera) damage to maize and estimation of damage, loss in yield and termite (*Microtermes*) abundance at Mokwa. *Trop. Pest Management*, **26**, 241-253.

WOOD T.G., JOHNSON, R. A., OHIAGU C. E., 1977. Populations of termites (Isoptera) in natural and agricultural ecosystems in southern Guinea savana near Mokwa, Nigeria. *Geo. Eco. Trop.*, **1**, 139-148.

WOOD T.G., 1977. Food and feeding habits of termites. In *Production ecology of ants and termites*, BRIAN M. V. (Ed.), Cambridge, Cambridge University Press, 55-80.

YAMIN M. A., 1980. Cellulose metabolism by the termite flagellate *Trichomitopsis termopsidis*. *Appl. Environ. Microbiol.*, **39**, 859-863.

YENDOL W. G., ROSARIO S. B. 1972. Laboratory evaluation of methods for inoculating termites with entomophatogenous fungi. *J. Econ. Ent.*, **65**, 1027-1029.

ZAHEER K., 1986. Fatty acid composition of total lipids and effects of some insecticides upon them in termite, *Odontotermes obesus* (RAMBUR). *Biologia*, **32**, 29-38.